P. 260 ct 2 ex

ISBN 2-85653-101-6

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique
TOME XXVI

Entretiens du Muséum

DIPTÉROCARPACÉES
TAXONOMIE — PHYLOGÉNIE — ÉCOLOGIE

Paris 14-17 juin 1977

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1979

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

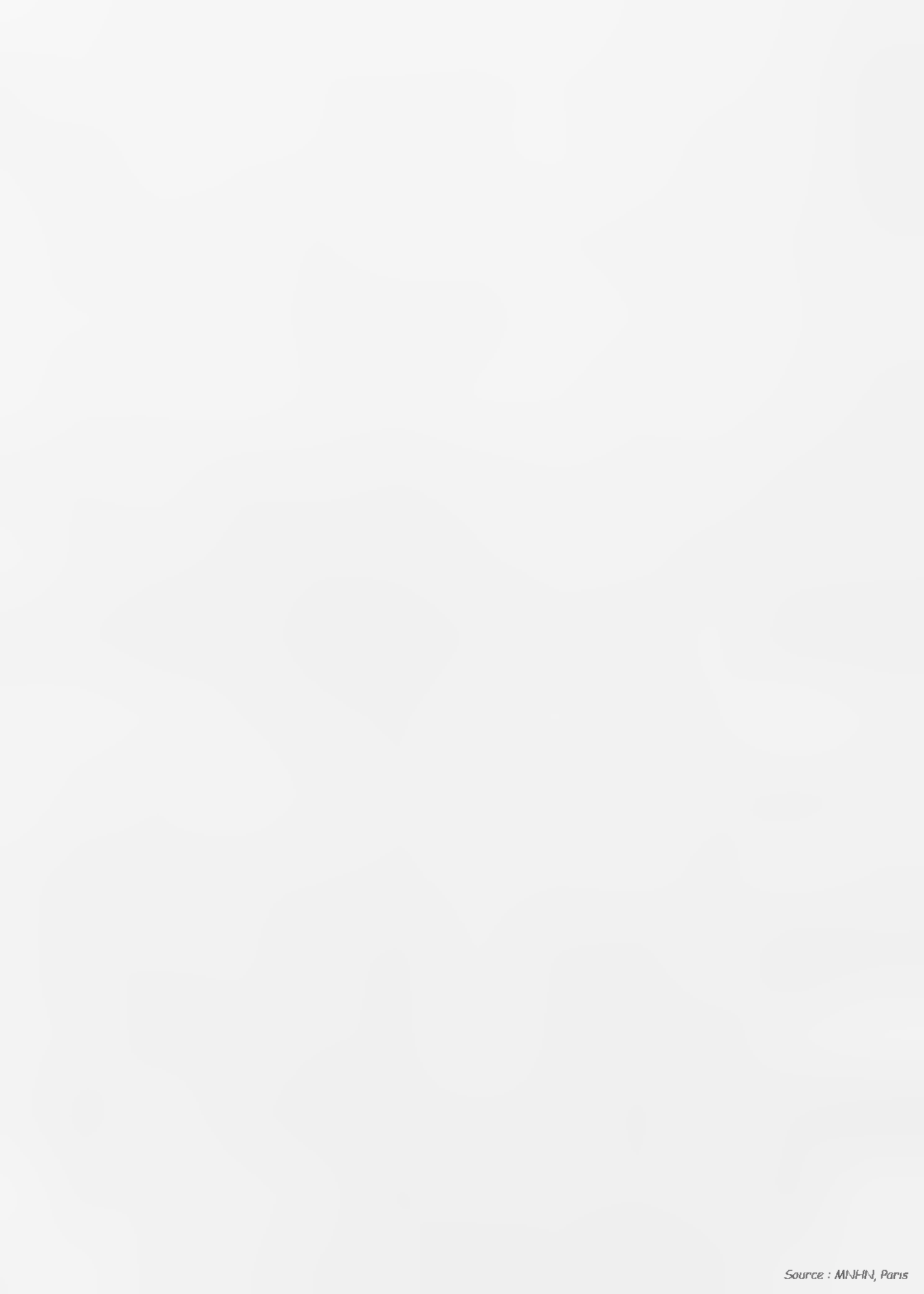
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B, Botanique, Tome XXVI

ENTRETIENS DU MUSÉUM

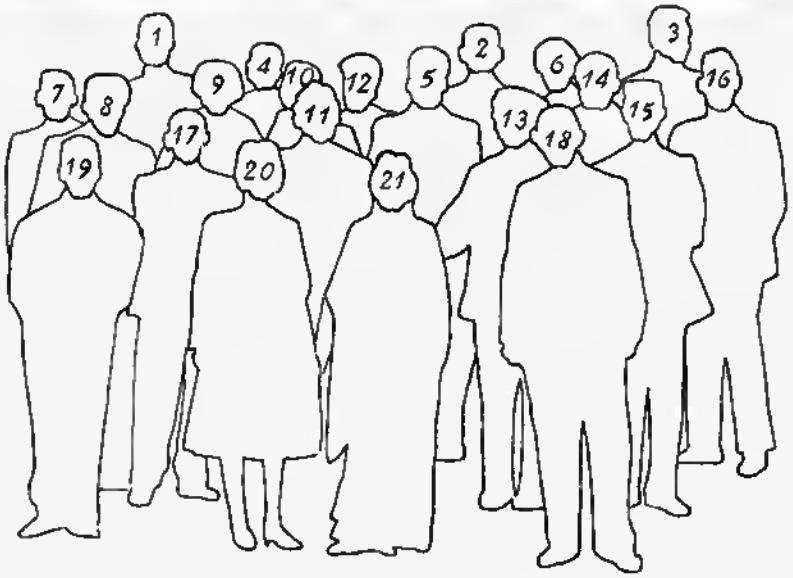
DIPTÉROCARPACÉES

TAXONOMIE — PHYLOGÉNIE — ÉCOLOGIE

Paris 14-17 juin 1977

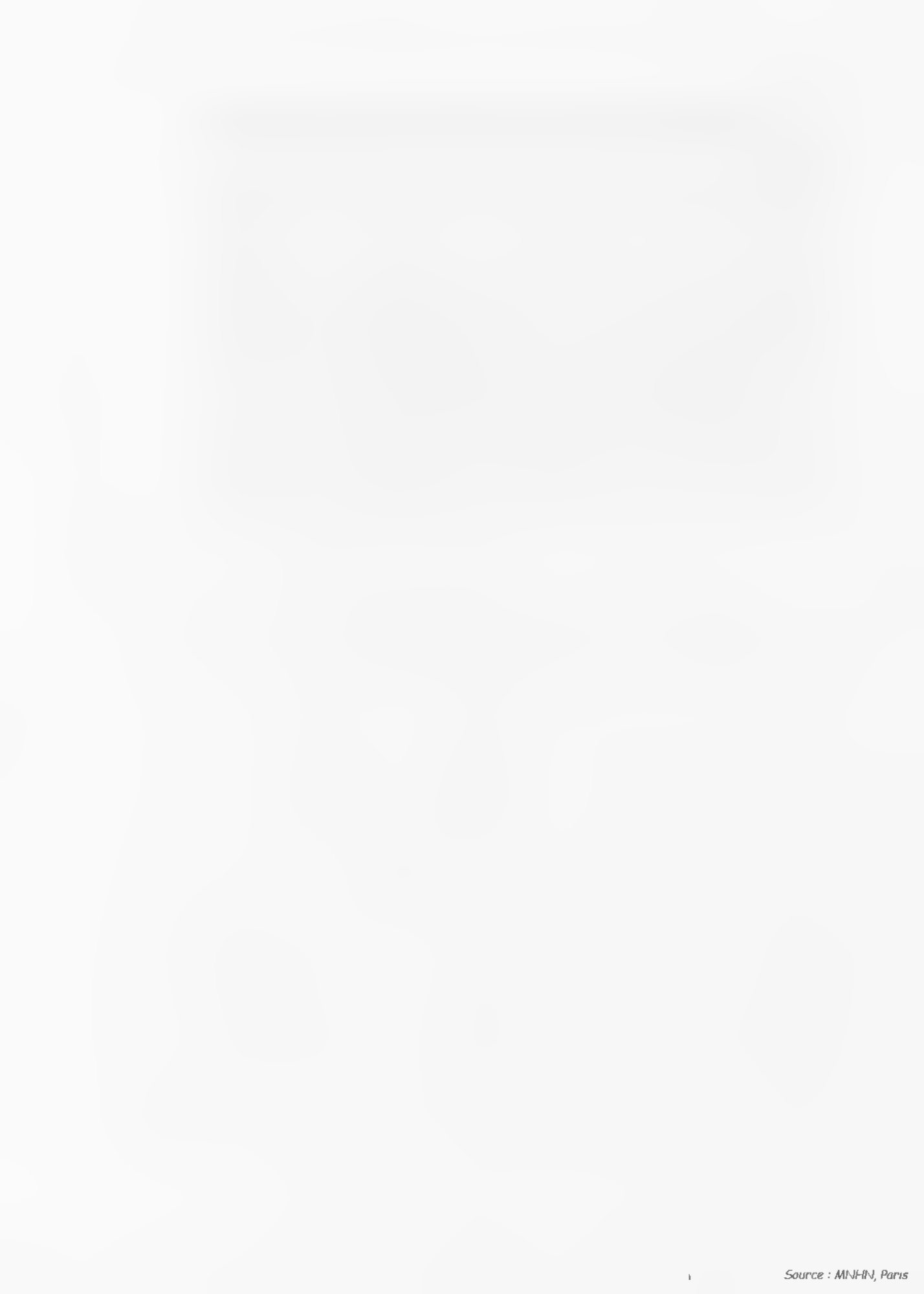
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



1 - J.D. BRAZIER
2 - T.C. WHITMORE
3 - R.C. KOEPPEN
4 - T.S. SMITINAND
5 - P.S. ASHTON
6 - A.J. KOSTERMANS
7 - A. MARIAUX
8 - J.F. LEROY
9 - CHEW-WEE-LEK
10 - CHAN
11 - Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE
12 - D. TIRVENGADUM
13 - W. MEIJER
14 - J. MULLER
15 - B. MAGUIRE
16 - M. JACOBS
17 - N. PARAMESWARAN
18 - J.E. VIDAL
19 - K. JONG
20 - G. MAURY-LECHON
21 - A. KAUR (SINGH)

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Préface 5

Avant-Propos 6

Liste des participants 7

Communications :

Smitinand T. — Present classification of Dipterocarpaceae from Thailand and Indochina 11

Vidal J. E. — Écologie et répartition géographique des Diptérocarpacées indochinoises 14

Maguire B. — Note sur Pakaraimaea dipterocarpacaea 19

Hallé F. — Premières données architecturales sur les Dipterocarpaceae 20

Muller J. — Pollen size in Dipterocarpaceae 35

Jong K. et Kaur A. — A cytotaxonomic view of Dipterocarpaceae with some comments on polyploidy and apomixis 41

Meijer W. — Taxonomic studies in the genus Dipterocarpus 50

Ourisson G. — Chimie-taxonomie des Diptérocarpacées 57

Whitmore T. C. — Bark morphology and taxonomy of the Dipterocarpaceae 68

Parameswaran N. et Gottwald H. — Problematic taxa in the Dipterocarpaceae. Their anatomy and taxonomy 69

Brazier J. D. — Classifying the Dipterocarpaceae : the wood technologist's view 76

Maury-Lechon G. — Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules de Diptérocarpacées 81

Maury-Lechon G. et Ponge J. F. — Utilisation de l'analyse multifactorielle des correspondances pour l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules de Diptérocarpacées 107

Ashton P. S. — The generic concept for recent revision with Dipterocarpoideae 128

Maury-Lechon G. — Interprétation phylogénique des caractères des pollens, fruits-germinations et plantules des Diptérocarpacées 139

Asrton P. S. — Phylogenetic speculations on Dipterocarpaceae 145

Koeniguer J.-Cl. — Remarque sur les fossiles eurafricains de Diptérocarpacées 150

Awasthi N. — Résumé de la communication non exposée 151

Discussions :

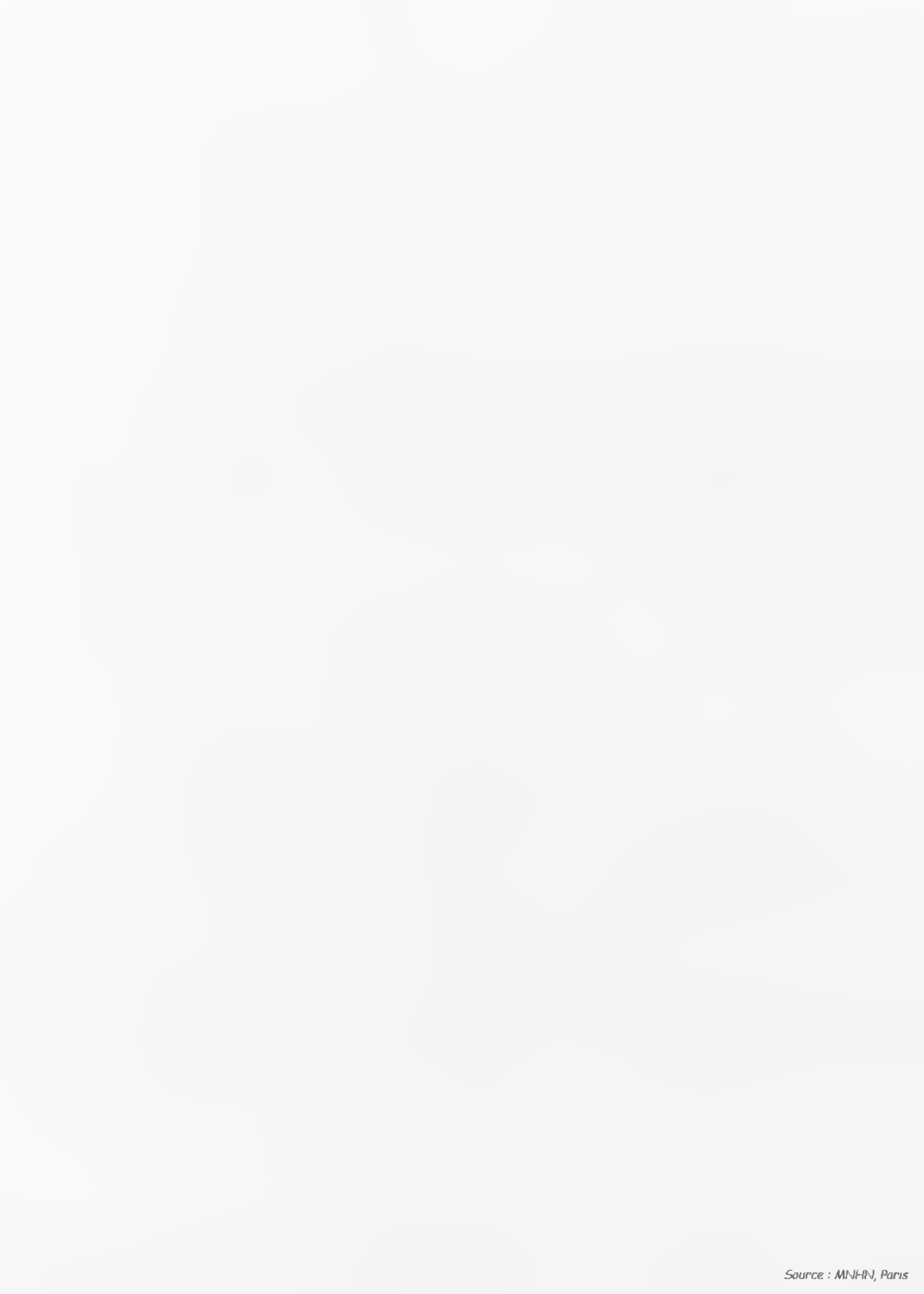
Parameswaran N. — Relationships of the family Dipterocarpaceae 155

Muller J. — Summary of fossil Dipterocarpaceae 156

Jong K. — Morphological problems and ecological aspects 157

Ashton P. S. — Final discussion 159

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PRÉFACE

La tenue d' « Entretiens » réguliers au Muséum venait tout juste d'être décidée quand d'autre part prit corps, sur l'initiative de Madame Maury, l'idée d'organiser une réunion des spécialistes mondiaux de la famille des Diptérocarpacées. Dès lors, et tout naturellement, le Muséum décida, sur ma proposition, que l'un des deux « Entretiens », en 1977, serait une Table Ronde internationale consacrée à cette famille végétale.

Le choix de celle-ci résultait du fait que ma collaboratrice, Madame Maury, Chargée de recherche au C.N.R.S., mettait la dernière main à son gros œuvre de thèse, fruit de 10 années, dont plusieurs passées dans le Sud-Est asiatique. Elle parvenait au stade d'une problématique précise et complexe qui appelait un échange de vues entre les spécialistes du Monde. L' « Entretien » sur les Diptérocarpacées, ouvert par le Directeur du Muséum, Monsieur Jean Dorst, dura quatre jours, et 16 spécialistes étrangers y prirent part : le présent mémoire, qui en est le rapport, sera certainement une contribution durable à la connaissance de la famille. Celle-ci occupe une place encore relativement primitive dans l'évolution des Dicotylédones, une place assez bien établie au sein du grand ensemble des Dilléniidées, dans une constellation souvent assez pauvre au cœur de l'Afrique tropicale, mais dense à Madagascar où se rencontrent des familles et groupes importants endémiques.

La disjonction dilléniidienne en Afrique continentale a une signification scientifique que l'on commence peut-être à déceler : elle marquerait un processus d'extinction là même où il n'est pas exclu que les premières Angiospermes se seraient différenciées. Grande idée, encore bien conjecturale, mais qu'il appartient à la science moderne de prendre au sérieux. Les Diptérocarpacées sont au centre du débat, d'autant que la découverte, toute récente, d'une prétendue Diptérocarpacée en Guyane (Maguire, 1970) vient à point nommé en accroître encore l'intérêt.

Par ailleurs les Diptérocarpacées sont une famille d'importance majeure sur les plans écologique et économique. Elles sont l'élément dominant des forêts du Sud-Est asiatique qu'elles marquent profondément de leur cachet. Elles fournissent à elles seules le quart de la production mondiale de bois dur. L'une des plus précieuses ressources de la planète, mais en voie d'extinction fulgurante devant les assauts inconsidérés des hommes.

Je souhaite que l'événement représenté par l' « Entretien » sur les Diptérocarpacées ne reste pas ponctuel et qu'il amorce le renforcement des liens entre tous les chercheurs de l'équipe mondiale, montrant ainsi le chemin qui, aujourd'hui, devrait être celui de toute la recherche en Systématique biologique. Chemin qui comporte la concertation internationale étroite et constante et qu'à l'occasion des Congrès internationaux on devrait multiplier.

Jean-F. Leroy.

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Les Entretiens du Muséum sur les Diptérocarpacées qui se sont tenus au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris du 14 au 17 juin 1977, visaient principalement à regrouper les spécialistes de la famille pour faire le point sur les travaux actuels et coordonner la recherche future. Les problèmes fondamentaux posés par les Diptérocarpacées — famille de plantes exclusivement arborescentes du Sud-Est asiatique fournissant le quart de la production mondiale en bois dur — ont été exposés dans 16 communications, dont les principaux sujets concernaient : la taxonomie, l'anatomie, la caryologie, la chimie, l'architecture, la palynologie, l'embryologie, les formes juvéniles, la systématique évolutive, et plus brièvement l'écologie et la conservation de la nature.

Un malheureux concours de circonstances nous a privés des paléobotanistes tant attendus par tous les participants. A la dernière minute des démarches administratives trop lentes ont rendu impossible la venue de Monsieur N. Awasthi de Lucknow (Inde), tandis que des activités d'enseignement imprévues nous privaient de Monsieur E. Boureau. Monsieur J.-Cl. Koeniguer, qui n'a pu se libérer que le 16 juin au soir, a remis une courte note présente dans ce Mémoire. Les discussions partielles correspondant à chacune des communications des 14 et 15 juin n'ont pu être incluses dans cet ouvrage, mais les conclusions générales et les recommandations finales correspondant aux séances du 16 juin y figurent.

Organisés par le Laboratoire de Phanérogamie (J.-F. Leroy, Directeur et Mme G. Maury-Lechon, C.N.R.S.), ces Entretiens se sont déroulés sous la présidence d'honneur et le patronage de Monsieur le Professeur J. Dorst de l'Institut, Directeur du Muséum. Nous le remercions très sincèrement.

Géma Maury-Lechon.

Source : MNHN, Paris

LISTE DES PARTICIPANTS

*Ashton P. S. — Department of Botany, University of Aberdeen, St. Machar Drive, Aberdeen AB9 2UD, Scotland.

Belin M. — Laboratoire de Botanique Tropicale, Université de Paris VI, U.E.R. 59, 1, rue Guy de la Brosse, 75005 Paris, France.

Blanc M. P. — Laboratoire de Botanique Tropicale, Université de Paris VI, U.E.R. 59, 1, rue de la Guy Brosse, 75005 Paris, France.

*Brazier J. D. — Department of the Environment, Building Research Establishment, Princes Risborough, Aylesbury, Buckinghamshire HP17 9PX, England.

Chan H. T. — School of Biological Sciences, Kuala-Lumpur, West Malaysia.

Chew Wee Lek. — International Union for Conservation of Nature and National Resources, Morges, Suisse.

*Hallé F. — Institut Botanique, 5, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier, France.

Jacobs M. — Rijksherbarium, Schelpenkade 6, Leiden, Holland.

*Jong, K. — Department of Botany, University of Aberdeen, St. Machar Drive, Aberdeen AB9 2UD, Scotland.

*Kaur A. — School of Biological Sciences, University of Malaya, Kuala-Lumpur, West Malaysia.

Koenigufr J. C. — Laboratoire de Paléontologie, U.E.R. 59, Université de Paris VI, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Koeppen R. C. — U.S. Forest Products Laboratory, Madison, U.S.A.

Kostermans A. J. — Herbarium Bogoriense, Bogor, Indonesia.

Leroy J. F. — Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Maguire B. — Director Emeritus, Senior Scientist, New York Botanical Garden, Bronx Park, New York 10458, U.S.A.

Mariaux A. — Centre Technique Forestier Tropical, 45 *bis*, Avenue de la Belle Gabrielle, 94130 Nogent-sur-Marne, France.

*Maury-Lechon G. — (C.N.R.S.) Laboratoire de Phanérogamie et Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, Avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France.

*Meijer W. — Department of Botany, University of Kentucky, Lexington K.Y. 40506, U.S.A.

*Muller J. — Rijksherbarium, Schelpenkade 6, Leiden, Hollande.

*Ourisson G. — Institut de Chimie, 1, rue Blaise Pascal, 67008 Strasbourg, France.

*Parameswaran N. — Institut für Holzbiologie, Leuschnerstrasse 91d, 205 Hambourg 80, République Fédérale Allemande.

*Ponge J. F. — Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, Avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France.

Pons D. — Laboratoire de Paléobotanique, Université de Paris VI, U.E.R. 59, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

*Smitinand T. — The Forest Herbarium, Royal Forest Department, Baugkok 9, Thailand.

* Ont présenté une communication.

Source : MNHN, Paris

*Vidal J. E. — Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris, France.

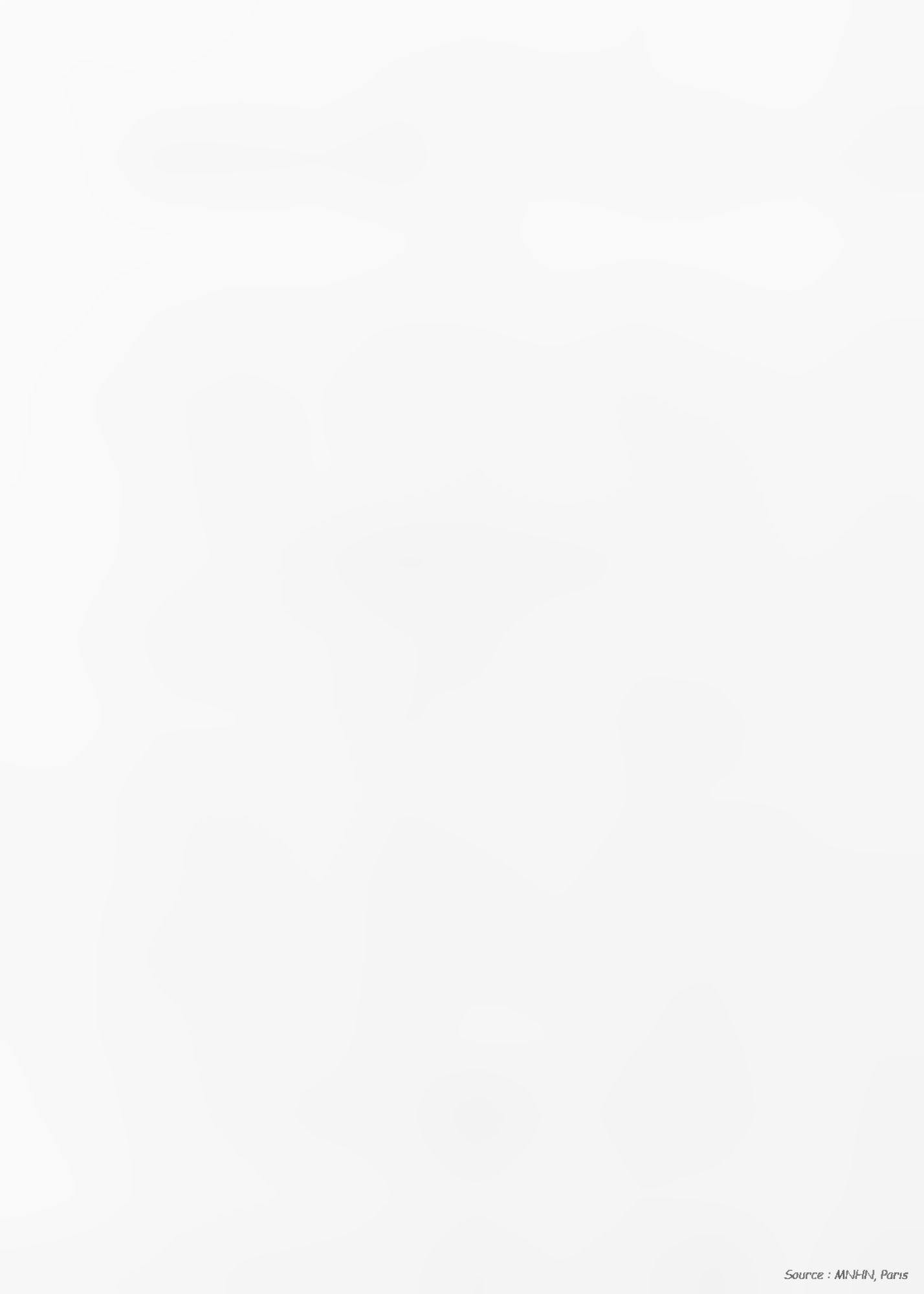
*Whitmore T. C. — Department of Botany, University of Oxford, Commonwealth Forestry Institute, South Parks Road, Oxford OX1 3RB, England.

* Ont présenté une communication.

Source : MNHN, Paris

COMMUNICATIONS

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PRESENT CLASSIFICATION OF DIPTEROCARPACEAE FROM THAILAND AND INDOCHINA

Tem SMITINAND *

Résumé. — L'étude des Diptérocarpacées du Sud-Est asiatique, qui inclut la Thaïlande et l'Indochine, était plus descriptive que taxonomique pendant la fin du 19e siècle (1870-1899). Pourtant la première étude taxonomique de la famille est attribuée à Heim (1892), que suit Sir Dietrich Brandis (1895).

L'étude taxonomique des Diptérocarpacées a été activement entreprise durant le 20e siècle ainsi que le montrent les travaux de F. Heim (1902), P. Guérin (1910), E. Gilg (1925), W. G. Craib (1925), C. E. C. Fischer (1927), F. W. Foxworthy (1932), C. F. Symington (1933-1943), Tardieu-Blot (1941-1943) et T. Smitinant (1958-1972) ; elle n'est cependant pas satisfaisante puisque la conception des genres est taxonomiquement basée sur un petit nombre de caractéristiques superficielles. Une révision complète du genre *Balanocarpus* a été faite par C. F. Symington (1938-1939) dont il résulte que seul *Balanocarpus heimii* est reconnu.

Depuis 1970 des études poussées sur la taxonomie des Diptérocarpacées ont été entreprises, se basant à la fois sur des investigations génétiques et morphologiques. Les genres tels que *Hopea*, *Shorea*, *Balanocarpus* et *Pentacme* ont été ainsi reconsidérés dans la révision de la famille de P. S. Ashton (Mss) pour Flora Malesiana. Il en résulte la réduction justifiée du genre *Pentacme* qui devient synonyme de *Shorea*. Le genre *Parashorea* est étroitement relié à *Shorea* ; lorsqu'une étude complète sera entreprise, sa réduction sera inévitable.

Summary. — The study on the family *Dipterocarpaceae* of South-East Asia, which includes Thailand and Indochine, during the latter part of 19th century (1870-1899) was more descriptive than taxonomic ; however the first taxonomic study on the family is credited to F. Heim (1892) followed by Sir Dietrich Brandis (1895).

Taxonomic study on the *Dipterocarpaceae* has been actively undertaken during the 20th century as shown by the work of F. Heim (1902), P. Guérin (1910), E. Gilg (1925), W. G. Craib (1925), C. E. C. Fischer (1927), F. W. Foxworthy (1932), C. F. Symington (1933-1943), Tardieu-Blot (1941-1943) and T. Smitinand (1958-1972) ; but it is still not yet satisfactory, as generic conception are taxonomically based on few superficial characteristics. A thorough revision of the genus *Balanocarpus* has been made by C. F. Symington (1938-1939) of which result only *Balanocarpus heimii* is recognized.

Since 1970 onwards advanced study on the taxonomy of the *Dipterocarpaceae* has been undertaken based on both genetical and morphological investigations, of which genera such as *Hopea*, *Shorea*, *Balanocarpus*, and *Pentacme* have been revised, when P. S. Ashton (Mss) made his contribution on the family for the Flora Malesiana, resulting in the justified reduction of the genus *Pentacme* as the synonymy of *Shorea*. The genus *Parashorea* is closely related to *Shorea* ; if a thorough study has been undertaken, its reduction is inevitable.

Introduction

During the 18th century the knowledge of *Dipterocarpaceae* was very sketchy, it happened that in 1750 when Georg Eberhard Rumphius published the *Herbarium Amboinense*, the family was mentioned in passing. It was Carolus Linnaeus who in 1771 recognised the taxonomic status of the genus

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

Vatica in the plant kingdom in *Mantissa Plantarum*. The knowlegde of the family was much developed during the 19th century as shown by the work of Karl Frederich Gaertner, who in 1805 published the classical *De Fructibus et Seminis Plantarum*, creating the family *Dipterocarpaceae*; R.A.P. and A.L.P. de Candolle in the course of 50 years (1824-74) of publishing their *Prodomus*, enumerated all members of the family so far known during that time. But the first attempt to study the family taxonomically was accredited to F. Heim, who in 1892 classified the family into 7 series comprising 28 genera. In 1895 Sir Dietrich Brandis recognised only 17 genera and arranged in 5 series or subfamilies. The first thorough descriptive work of the family in Indochina is credited to L. Pierre (1889-1891), the French botanist working on Thai and Indochinese material.

Taxonomic study on the *Dipterocarpaceae* has been actively undertaken during the 20th century as shown by a number of regional floras and taxonomic contributions. F. Heim (1920) was the first botanist to enumerate the Thai dipterocarps, followed by W. G. Craib (1925) and T. Smitinand (1958-1972); whereas P. Guérin (1910) contributed to the Indochinese flora, which was later supplemented by M^me^ Tardieu-Blot (1943). During this period E. Gilg (1925) revised the *Dipterocarpaceae* of the world, classifying it into 2 sub-families : *Dipterocarpoideae* with 5 series, and *Monotoideae* with only one serie, which concept has been followed by modern botanists.

It should be mentioned in passing that taxonomic study in the Indian and Burmese dipterocarps, carried out by C. E. C. Fischer (1926-1927), is very much implemented to the flora of the Indochinese region. While in Malaysia the contributions of F. W. Foxworthy (1932) and C. F. Symington (1933-1943) bear much on the flora of Thailand; specially the latter, whose revision of *Balanocarpus* lead to a much more reduction and only *Belanocarpus heimii* Bedd. is accepted. The generic conception still leads to controversy as the genera were based on superficial characteristics.

Present Classification of Dipterocarpaceae.

Since 1970 onwards much advanced study on the taxonomic aspect has been undertaken based on both genetical and morphological investigations. When P. S. Ashton (Mss) made his contribution to Flora Malesiana a total revision of the family has been achieved, of which result bears much to the Thai and Indochinese flora. It is justified that the genus *Pentacme* should be reduced as synonymy to *Shorea*; the obliteration of Beddome's *Balanocarpus*, resulting in the coining of new name, may be not necessary, as the affinity of *Balanocarpus* and *Hopea* is very close indeed. If *Balanocarpus* is deserving to be conserved as a monotypic genus, it is better to emend the description; this will be more justified as the generic name is quite well-known to, and accepted by all concerned. Many Thai and Indochinese taxa have been changed due to either the previous descriptions based on fragmentary collections or lack of communication, as follows :

Former taxa	*Present taxa*
Anisoptera oblonga Dyer	*Anisoptera costata* Korth.
Brachypodandra chevalieri Gagnep.	*Vatica lowii* King *emend.* Sym.
Cotylelobium lanceolatum Craib	*Cotylelobium melanoxylon* (Hook. f.) Pierre
Diospyros addita Fletch.	*Vatica philastreana* Pierre
Dipterocarpus macrocarpus Vesque	*Dipterocarpus retusus* Bl.
Dipterocarpus tonkinensis Tard.-Bl.	*Dipterocarpus retusus* Bl.
Hopea minutiflora C. E. C. Fisch.	*Hopea sangal* Korth.
Parashorea kerrii Tard.-Bl.	*Parashorea buchonanii* (C. E. C. Fisch.) C. E. C. Fisch.
Parashorea laotica Tard.-Bl.	*Shorea thorelii* Pierre
Parashorea poilanei Tard.-Bl.	*Parashorea stellota* Kurz
Pentacme siamensis (Miq.) Kurz	*Shorea siamensis* Miq.
Perisandra laotica Gagnep.	*Vatica odorata* (Griff.) Sym.
Shorea argentea C. E. C. Fisch.	*Shorea thorelii* Pierre
Shorea attapoensis Pierre	*Shorea roxburghii* G. Don

Source : MNHN, Paris

Former taxa	*Present taxa*
Shorea longestipulata Tard.-Bl.	*Shorea henryana* Pierre ex Laness.
Shorea maritima Pierre	*Shorea hypochra* Hance
Shorea rogersiana Raizada & Smitin.	*Shorea laevis* Ridl.
Shorea sericeiflora Craib & Hutchins.	*Shorea henryana* Pierre ex Laness.
Vatica fleuryana Tard.-Bl.	*Vatica diospyroides* Sym.
Vatica patula Sym.	*Vatica mangachapoi* Blanco
Vatica tonkinensis Tard-Bl.	*Vatica odorata* (Griff.) Sym.
Vatica wallichii Dyer	*Vatica pauciflora* (Korth.) Bl.

As Symington (1943, p. 97) observed, the affinity of *Parashorea* and *Shorea* is so close that *Parashorea* has "a much claim to be included" in *Shorea*. Since *Pentacme* has been reduced to *Shorea*, following the same conception, *Parashorea* should better be treated as such. The reason is that *Parashorea* seems to be distinguished from *Shorea* by the swollen connective of the anthers ; this character is also occurred in other genera, i.e. *Dryobalanops*, *Stemonoporus*, and even some species of *Shorea*, such as *S. robusta* Gaertn. f. Moreover the fruit characteristics of *Parashorea* are also very variable ; that of *P. stellata* approaching *Shorea siamensis* and *S. robusta* ; *P. buchananii* C. E. C. Fisher formely known as *Shorea buchananii* C. E. C. Fisher, has its fruit similar to that of *Dryobalanops* ; whereas the Malayan *P. densiflora* Ridl. and *P. globosa* Sym. have undeveloped fruiting calyces, of which character is common among *Shorea*. The leaf structure of *Parashorea* is merely that of *Shorea* ; but more investigations on both morphological and genetical point-of-view are needed to substantiate the reduction of Indo-chinese *Parashore* to *Shorea*.

REFERENCES

Ashton P. S., 1976. — Dipterocarpaceae *in* van Steenis' Flora Malesiana I. (Mss.).

Brandis Sir Dietrich., 1895. — An enumeration of the Dipterocarpaceae. *J. Linn. Soc.*, 31 : 1-148, 3 plates. London.

Craib W., 1925. — Florea Siamensis Enumeratio. 1 : 133-148. Bangkok.

Fischer C. E. C., 1926-1927. — Contributions to the Flora of Burma I-III. *Kew. Bull. Misc. Ins.*, 1926 : 446-468 ; *ibid.*, 1927 : 81-93 and 203-212. London.

Foxworthy F. W., 1932. — Dipterocarpaceae of the Malay Peninsula. *Mal. For. Rec.*, 10. Kuala Lumpur.

Gilg E., 1925. — Dipterocarpaceae *in* Engler. *Nat. Pflanzenf.*, 121 : 237-269.

Guerin P., 1910. — Diptérocarpacées *in* Lecomte, Flore Générale de l'Indo-Chine 1 : 353-393. Paris.

Heim F., 1892. — Recherches sur les Diptérocarpacées. Paris.

Heim 1910. — Dipterocarpaceae *in* Schmidt, Flora of Koh Chang. Bot. Tidsskr. 25 : 42-47. Copenhagen.

Parker R.N., 1927-1935. — Illustrations of Indian forest plants I-III. *Ind. For. Rec. Bot.* 13 (1) : 1-29 ; *ibid.* 16 : 1-16 ; *ibid.* 20 : 35. Calcutta.

Parkinson C. E., 1932. — A note on the Burmese species of the genus Dipterocarpus. *Burm. For. Bull.*, 27 : 1-35. Rangoon.

Parkinson C. E., 1935. — Illustration of Indian forest plants III-IV. *Ind. For. Rec. Bot.*, 20 : 6-18 ; *Ind. For. Bot.* (N. s.) 1 : 29-44. Delhi.

Pierre L., 1889-1891. — Flore forestière de la Cochinchine. 14-16 : tab. 212-259. Paris.

Smitinand T., 1958. — Identification keys to the Dipterocarpaceae of Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam. Soc.*, 19 : 57-83. Bangkok.

Smitinand T., 1958. — The genus Dipterocarpus Gaertn. f. in Thailand. *Thai For. Bull. (Bot.)*, 4. Bangkok. Mimeogr.

Smitinand T., 1972. — A manual of Dipterocarps of South-East Asia Mainland. Mss.

Symington C. F., 1943. — Foresters' Manual of Dipterocarps. *Mal. For. Rec.*, 16. Kuala Lumpur.

Tardieu-Blot Mme, 1943. — Diptérocarpacées *in* Gagnepain, Supplément à la Flore Générale de l'Indo-Chine, 1 : 334-360. Paris.

Source : MNHN, Paris

ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES DIPTÉROCARPACÉES INDOCHINOISES

J. E. VIDAL *

Résumé — La famille des Diptérocarpacées présente des espèces adaptées aux conditions de milieu variées de la péninsule indochinoise. Ces conditions se traduisent essentiellement au niveau forestier par deux principaux types de végétation : la forêt dense humide ± sempervirente et la forêt claire décidue. Le plus grand nombre d'espèces se rencontre en forêt dense ; cinq seulement colonisent la forêt claire ; trois sont adaptées aux conditions particulières des fourrés littoraux de la zone semi-aride du S.E. du Viêt-Nam. Une dizaine d'espèces au plus peuvent exister au-dessus de 800 m.

La répartition géographique induit à considérer la Péninsule indochinoise (Birmanie, Thaïlande, Laos, Cambodge, Viêt-Nam, N. de la Péninsule malaise) comme une unité phytogéographique originale où se manifeste un certain endémisme.

Summary — The species of Dipterocarpaceae are adapted to a wide range of conditions and habitats in the Indochinese Peninsula. Two main types of vegetation are distinguished : the humid dense forest (evergreen or semi-evergreen) and the dry deciduous forest. The bulk of the species is found in the dense forest. Five species only are established in the dry deciduous forest. Three are adapted to special conditions prevailing in the littoral thickets of the semi-arid zone of Southeastern Vietnam. About ten species thrive above 800 m.

On the basis of the geographical distribution of species the Indochinese Peninsula (Burma, Thailand, Laos, Cambodia, Vietnam, North of Malay Peninsula) appears as a distinct phytogeographical unit where several species are endemic.

La péninsule indochinoise, par son extension en latitude, son relief et son substratum variés est propice à des types de végétation divers et à des variations floristiques marquées qui se manifestent particulièrement bien dans la famille des Diptérocarpacées.

On peut sommairement distinguer les forêts denses humides (sempervirentes ou semi-sempervirentes) et les forêts claires, soit en régions basses, soit en altitude, les premières étant conditionnées principalement par le climat, les secondes par le substratum (sol squelettique, latéritique ou gréseux). Les espèces de Diptérocarpacées sont différentes dans chaque type de forêt.

Examinons quelques cas typiques choisis parmi les espèces de la flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-Nam. Le tableau 1 qui condense l'essentiel des données écologiques et chorologiques relatives à chaque espèce nous permet de réduire ici notre exposé à quelques considérations complémentaires d'ordre biologique ou systématique.

Le genre *Anisoptera* ne se rencontre qu'en forêt dense humide sempervirente ou semi-sempervirente de plaine. Il est représenté essentiellement par *A. costata*, grand arbre toujours vert de la strate supérieure.

Le genre *Dipterocarpus* est représenté dans la flore indochinoise par environ 9 espèces dont

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

3 à feuilles plus ou moins caduques en saison sèche ne se rencontrent pratiquement qu'en forêt claire des régions basses : *D. intricatus*, *D. obtusifolius* et *D. tuberculatus*.

D. intricatus est une espèce arborescente pouvant atteindre 30 m de hauteur. Elle croît sur des terrains sableux en peuplements presque purs, en forêt claire. On la trouve aussi à l'état disséminé en forêt dense mais elle ne s'y régénère pas, ce qui est un indice de la présence antérieure en ce lieu d'une forêt claire. La défoliation se produit en décembre : les nouvelles feuilles et les fleurs apparaissent en janvier.

D. obtusifolius, arbre de 15-20 m de hauteur, au tronc en général droit, peut constituer en régions basses des peuplements purs sur sol sableux. A moyenne altitude, jusque vers 1000 m, on peut le rencontrer en mélange avec des Pins à 2 feuilles (*Pinus merkusii*). Les feuilles sont incomplètement caduques de sorte que l'arbre n'est jamais complètement dépouillé en saison sèche.

La troisième espèce de forêt claire, *D. tuberculatus*, se reconnaît aisément, surtout à l'état jeune, à ses grandes feuilles qui rappellent celles du teck. L'arbre peut atteindre une vingtaine de mètres de hauteur. Il constitue souvent l'essence dominante en terrains silico-argileux ou gréseux. La défoliation n'est pas complète en saison sèche.

Les autres espèces de Diptérocarpacées à feuillage toujours vert se rencontrent seulement en forêt dense humide, dans des conditions écologiques semblables. Ce sont de grands arbres de la strate supérieure atteignant une cinquantaine de mètres de hauteur, croissant sur sols assez profonds, dans des conditions de pluviosité variant de 1 500 à 3 000 mm annuels.

D. alatus s'observe en peuplements groupés dans les endroits frais ou en bordure de cours d'eau en régions basses.

D. baudii existe à l'état disséminé en compagnie de *D. dyeri*.

D. costatus se rencontre en terrains plus pauvres et plus secs que ceux convenant aux deux espèces précédentes.

D. dyeri croît en peuplements groupés sur terrains silico-argileux. On reconnaît aisément cette espèce à ses grandes feuilles munies d'un pétiole grêle.

Il est signalé au N. Viêt-Nam *D. tonkinensis* qui a été assimilé par Ashton (in Herb. P) à *D. retusus*. Cette dernière espèce est, d'après Symington (1941), localisée dans la Péninsule et l'Archipel malais. Sa présence au N. Viêt-Nam paraît donc, *a priori*, surprenante.

D. turbinatus est souvent associé à *D. costatus* à moyenne altitude.

Le genre *Hopea* est représenté en Indochine par 9 ou 10 espèces d'arbres de moyenne grandeur (25-30 m) fréquentant le plus souvent les formations denses, d'altitude inférieure à 800 m (*H. hainanensis*, *H. hongayensis*, *H. helferi*, *H. odorata*, *H. recopei*, *H. thorelii*). *H. ferrea*, par contre, s'observe assez fréquemment sur sol pauvre, rocheux en formations semi-denses.

H. odorata peuple de préférence les lieux humides et le voisinage des cours d'eaux.

H. pierrei présente une amplitude écologique assez étendue. On l'observe aussi bien en zone littorale sur sols podzoliques (Cambodge) qu'en moyenne altitude jusque vers 900 m sur terre rouge basaltique (Centre Viêt-Nam).

Il en est de même de *H. siamensis* en ce qui concerne l'altitude.

H. cordata et *H. reticulata* sont de petits arbres (< 10 m) limités à la zone semi-aride du S.-E. du Viêt-Nam, sur sol rocheux, dans les fourrés littoraux.

Le genre *Parashorea* distingué de *Shorea* principalement par le fruit à 5 ailes bien développées est représenté en Indochine par 2 espèces de forêt dense humide dont la plus commune, *P. stellata*, peut se rencontrer jusque vers 1 000 m d'altitude.

Le genre *Shorea* compte 9 espèces indochinoises dont 2 (*S. obtusa*, *S. siamensis*) se rencontrent en forêt claire décidue et les autres en forêt dense sempervirente.

S. obtusa, arbre moyen à feuilles partiellement caduques, est commun en forêt claire sur sols pauvres latéritiques ou gréseux jusque vers 1 000-1 200 m.

S. siamensis, arbre à feuilles caduques, plutôt rabougri, constitue l'essence dominante des forêts claires pauvres sur sols rocheux ou latéritiques jusque vers 800 m.

S. falcata, comme *Hopea cordata* précédemment mentionné, est localisé dans les fourrés littoraux sur sable de la zone semi-aride de S.-E. du Viêt-Nam.

Source : MNHN, Paris

Les autres espèces sont de grande taille (30-40 m) et se rencontrent en général en forêt dense humide plus ou moins sempervirente (*S. guiso*, *S. henryana*, *S. hypochra*, *S. roxburghii*, *S. thorelii*).

S. guiso peut se rencontrer au-dessus de 800 m.

S. hypochra figure souvent dans la strate supérieure avec *Dipterocarpus costatus* et *Anisoptera costata*, dans les forêts littorales du Cambodge ; on peut l'observer aussi au-dessus de 800 m.

L'aire de *S. roxburghii* s'étend de l'Inde à la Péninsule malaise. S'il s'agit bien de la même espèce partout, il faut admettre que son amplitude écologique est grande ; on l'observe en effet en forêt dense sempervirente, en forêt décidue, en forêt semi-dense à teck, sur des sols variés.

Le genre *Vatica* est représenté en Indochine par 6 espèces fréquentant généralement la forêt dense mais susceptibles de se rencontrer dans des formations plus claires sur substratum rocheux, ce qui est le cas, en particulier, de *V. cinerea*.

De cet exposé condensé de nos connaissances actuelles sur l'écologie et la répartition géographique des Diptérocarpacées indochinoises, on peut retenir les conclusions suivantes :

1) La Péninsule indochinoise comprenant la Birmanie, la Thaïlande, le Cambodge, le Laos, le Viêt-Nam et le N. de la Péninsule malaise constitue une unité phytogéographique originale, la plupart des espèces ayant leur aire limitée à cette péninsule. Un petit nombre seulement la débordent soit à l'ouest (Inde), soit au sud et à l'est (Indonésie), soit au nord (Chine méridionale). On y observe en outre, un certain endémisme local (*Hopea hainanensis*, *H. hongayensis*, N. Viêt-Nam ; *Hopea cordata*, *H. reticulata*, *Shorea falcata*, zone semi-aride du S.-E. du Viêt-Nam). (Voir tableau 1).

2) En général, les Diptérocarpacées sont des arbres de forêt dense humide sempervirente ou semi-sempervirente. Cinq espèces cependant, *Dipterocarpus intricatus*, *D. obtusifolius*, *D. tuberculatus*, *Shorea obtusa*, *S. siamensis* colonisent la forêt claire décidue. Trois espèces endémiques, *Hopea cordata*, *H. reticulata*, *Shorea falcata* sont adaptées aux fourrés littoraux sur sable de la zone semi-aride du S.-E. du Viêt-Nam.

Très peu d'espèces peuvent se rencontrer au-dessus de 800 m : *Dipterocarpus costatus*, *D. obtusifolius*, *D. turbinatus*, *Hopea pierrei*, *H. siamensis*, *Parashorea stellata*, *Shorea guiso*, *S. hypochra*, *S. obtusa*, *S. siamensis*.

3) La liste des noms et synonymes présentée ci-dessous montre la nécessité de révisions systématiques générales pour asseoir valablement des considérations écologiques et phytogéographiques.

Liste des noms des Diptérocarpacées indochinoises.

Cette liste a été établie à la suite de la révision du matériel indochinois faite récemment par T. Smitinand et P. S. Ashton, spécialistes de la famille.

Les synonymes sont entre parenthèses.

Anisoptera costata Korth. (*A. cochinchinensis* P., *A. glabra* Kurz, *A. oblonga* Dyer, *A. robusta* P.).

Dipterocarpus alatus Roxb. ; *D. baudii* Korth. (*D. duperreanus* P.) ; *D. costatus* Gaertn. f. (*D. artocarpifolius* P., *D. insularis Hance*) ; *D. dyeri* P. ; *D. gracilis* Bl. ; *D. intricatus* Dyer ; *D. obtusifolius* Teysm. (*D. punctulatus* P.) ; *D. retusus* Bl. (*D. tonkinensis* Chev. ex Tard.) ; *D. tuberculatus* Roxb. ; *D. turbinatus* Gaertn. f. (*D. jourdainii* P.).

Hopea cordata J. E. Vidal ; *H. ferrea* P. ; *H. hainanensis* Merr. & Chun ; *H. helferi* Dyer (*H. dealbata* Hance) ; *H. hongayensis* Tard. ; *H. odorata* Roxb. ; *H. pierrei* Hance ; *H. recopei* P. ex Laness. ; *H. reticulata* Tard. ; *H. siamensis* Heim ; *H. thorelii* P.

Parashorea buchananii (Fisch.) Sym. (*P. dussaudii* Tard., *P. kerrii* Tard.) ; *P. stellata* Kurz (*P. poilanei* Tard.).

Shorea falcata J. E. Vidal ; *S. guiso* (Blanco) Bl. (*S. vulgaris* P.) ; *S. henryana* P. (*S. longestipulata* Tard.) ; *S. hypochra* Hance (*S. cambodiana* P., *S. maritima* P.) ; *S. obtusa* Wall. ; *S. roxburghii* D.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1. — Écologie et répartition des Diptérocarpacées indochinoises.

Espèces	Altitude		Végétation			Répartition								
	<800	>800	Fd	Fc	Fl	I	B	T	C	L	V	PM	AM	SC
Anisoptera														
costata	—		+				—	—	—	—	—	—	—	
Dipterocarpus														
alatus	—		+				—	—	—	—	—	—		
baudii	—		+				—	—	—		—	—	—	
costatus	—	—	+				—	—	—	?	—	—		
dyeri	—		+				—	—	—		—	—		
gracilis	—		+				—	—				—	—	
intricatus	—			+				—	—	—	—			
obtusifolius	—	—		+			—	—	—	—	—	—		
tuberculatus	—			+			—	—	—	—	—			
turbinatus	—	—	+			—	—	—	—	—	—			
Hopea														
cordata	—				+						—			
ferrea	—		+					—	—		—	—		
hainanensis	—		+								—			—
helferi	—		+				—	—	—			—		
hongayensis	—		+								—			—
odorata	—		+					—	—	—	—	—	—	
pierrei	—	—	+						—		—	—		
recopei	—		+						—	—	—			
reticulata	—				+						—			
siamensis	—	—	+					—			—			
thorelii	—		+					—		—				
Parashorea														
buchananii	—		+				—	—		—				
stellata	—	—	+				—	—			—	—	—	
Shorea														
falcata	—				+						—			
guiso	—	—	+					—	—		—	—	—	
henryana	—		+					—	—	—	—			
hypochra	—	—	+					—	—	—	—	—		
obtusa	—	—		+			—	—	—	—	—			
roxburghii	—		+			—	—	—	—	—	—	—		
siamensis	—	—		+			—	—	—	—	—	—		
thorelii	—		+					—	—	—	—			
Vatica														
cinerea	—		+				—	—	—		—	—		
diospyroides	—		+					—			—			
odorata	—		+				—	—	—	—	—	—		
pauciflora	—		+					—			—	—		
philastreana	—		+					—	—		—			
stapfiana	—		+					—	—					

I, Inde ; B, Birmanie ; T, Thaïlande ; C, Cambodge ; L, Laos ; V. Viêt-Nam ; PM, Péninsule malaise ; AM, Archipel malais ; SC, Sud Chine ; Fd, forêt dense sempervirente ; Fc, forêt claire décidue ; Fl, fourrés littoraux.

Source : MNHN, Paris

Don (*S. attopoensis* P., *S. cochinchinensis* P., *S. harmandii* P., *S. talura* Roxb.) ; *S. siamensis* Miq. (*Pentacme siamensis* (Miq.) Kurz) ; *S. thorelii* P. ex Laness. (*Parnshorea laotica* Tard.)

Vatica cinerea King. ; *V. diospyroides* Sym. (*V. fleuryana* Tard.) ; *V. odorata* (Griff.) Sym. (*V. astrotricha* Hance, *V. dyeri* King, *V. faginea* Dyer, *V. harmandiana* P., *V. thorelii* P., *V. tonkinensis* Chev.) ; *V. pauciflora* Bl. ; *V. philastreana* P. ; *V. stapfiana* (King.) Sloot.

RÉFÉRENCES

Ashton P. S., 1965. — Report on the results of two short term consultancies in Forest Botany and Silviculture of behalf of the Cardamomes area Forest Inventory Project of the U.N. Special Fund, 64 p. dact., cartes, tabl., fig.

Aubréville A., 1976. — Essai d'interprétation nouvelle de la distribution des Diptérocarpacées. *Adansonia*, ser. 2, 16 (2) : 205-210, 2 cartes.

Béjaud M. & Conrard M. L., 1932. — Essences forestières du Cambodge, 1 vol. texte, 3 vol., pl.

Boureau E. & Tardieu-Blot, M.-L., 1955. — Répartition géographique des Diptérocarpacées vivantes et fossiles. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 282 : 107-114, carte.

Craib W. G., 1931. — Dipterocarpaceae *in Fl. Siam. Enum.*, 1 : 133-148.

Dy Phon P., 1969. — La Végétation du S.W. du Cambodge. *Ann. Fac. Sci. Phnom Penh*, 3 : 1-136, pl. 1-12 ; 4 : 1-77, pl. 13-16.

Guérin P., 1910. — Diptérocarpacées *in Fl. Gén. Indoch.*, 1 : 353-393.

Maurand P., 1965. — Les forêts du Viêt-Nam. *Notes et Documents* (Saïgon), 1965 : 15-28, phot.

Rollet B., 1953. — Note sur les forêts claires du sud de l'Indochine. *Bois For. Trop.*, 31 : 3-13, pl. 1-12, fig.

Rollet B., 1972. — La Végétation du Cambodge. *Bois For. Trop.*, 144 : 3-15, 5 phot., 2 cartes ; 145 : 23-38, 9 phot. ; 146 : 3-20, 5 phot.

Rothé P. L., 1947. — La forêt d'Indochine. *Bois For. Trop.*, 1 : 25-30 ; 2 : 18-23 ; 3 : 17-23.

Smitinand T., 1958. — Identification Keys to the Dipterocarpaceae of Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.*, 19 : 57-83.

Smitinand T., 1958. — The genus *Dipterocarpus* Gaertn. f. in Thailand, 1 fasc. 52 p. polygraph. Bangkok.

Smitinand T., 1963. — Dipterocarpaceae. *Dansk Bot. Ark.*, 23 (1) : 47-56.

Symington C. F., 1941. — Foresters' Manual of Dipterocarps. *Mal. For. Bec.*, 16 : I-LXIII + 1-244.

Tardieu-Blot M.-L., 1943. — Diptérocarpacées in *Suppl. Fl. Gén. Indoch.*, 1 (3) : 334-360.

Vidal J. E., 1958. — Conditions écologiques, groupements végétaux et flore du Laos. *Mém. Bull. Soc. Bot. Fr.*, 105 : 1-41, carte, graph., phot.

Vidal J. E., 1960. — La Végétation du Laos, 2e partie : groupements végétaux et flore, 1 vol., 455 p., cartes, fig., tabl., phot. *Trav. Lab. for. Toulouse*, t. V, vol. 1, art. III.

Vidal J. E., 1960. — Les forêts du Laos. *Bois For. Trop.*, 70 : 5-21, carte, phot.

Vidal J. E., 1962. — Nouveautés pour la flore du Viêt-Nam : Dipterocarpaceae. *Adansonia*, ser. 2, 2 (2) : 322-328, 1 pl. dess.

Vidal J. E., 1966. — Aspects biogéographiques du S.E. Asiatique. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 43 (378-379) : 130-140, carte, fig.

Vidal J. E., 1967. — Paysages végétaux et Fleurs d'Asie tropicale. *Science et Nature*, 83 : 10-21, carte, fig., phot.

Vidal J. E., 1972. — Traits fondamentaux de l'écologie et de la végétation du S.E. Asiatique. *C. R. 96e Congr. Soc. Sav.*, (Toulouse, 1971), 4 : 557-560.

Vidal J. E., 1973. — Voyage botanique en Asie du Sud-Est. *Science et Nature*, 120 : 27-37, cartes, phot.

Vidal J. E., 1976. — Étude phytoécologiqua autour du barrage de Nam Ngum (Laos). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 123 : 391-414, carte, fig., phot.

Source : MNHN, Paris

PAKARAIMAEA DIPTEROCARPACEA
(note ajoutée le 20.01.78)

Bassett Maguire *.

In the August 1977 issue of Taxon [1] the new genus and species *Pakaraimaea dipterocarpacea* was proposed as a Western Hemisphere dipterocarp contained in the monotypic *Pakaraimoideae*.

The taxon in its multi-hierarchical role was assessed independantly by the contributing authors : Maguire and Ashton on systematic, morphologic, geographic, ecologic and phyletic considerations ; de Zeeuw on those of bark, phloem and wood anatomy ; and Giannasi and Niklas on chemistry. The published results reflect the respective independently achieved conclusions.

I have now seen the suite of three collections obtained by Drs. Dunsterville and Steyermark on Cerro Guaiquinima, Bolívar, Venezuela [2]. It may require designation as a subspecific element of *Pakaraimaea dipterocarpacea*. A fourth collection of the species, which has lain as an indet *Tiliaceae* undetected for a number of years in the National Herbarium, Caracas, is of intermediate character. A consideration of these collections will be published in forthcoming notes.

It may be remembered at the time of the Paris Table Ronde that I expressed my intention of returning to the type locality of *Pakaraimaea* to obtain suitable material for cytological study and seed investigation. Plans for this to the field are in progress. More extensive series of herbarium specimens and wood samples would be sought for further study and wider distribution.

* Adresse : cf. Liste des participants.

1. Maguire (B.), Ashton (P. S.), de Zeeuw (C.), Giannasi (D. E.), and Niklas (K. J.), 1977. Pakaraimoideae, Dipterocarpaceae of the western hemisphere. *Taxon*, 26 : 341-385.

2. See footnote, p. 343. *Taxon*, 26 : 341-385, 1977.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRES DONNÉES ARCHITECTURALES SUR LES DIPTEROCARPACEAE

Francis HALLÉ *.

Résumé — La famille des *Dipterocarpaceae* n'est pas homogène sur le plan de l'architecture : elle contient plusieurs modèles bien différenciés. On note en particulier la coexistence de modèles rythmiques et arythmiques.

L'aptitude à la réitération est inégalement répartie : certaines *Dipterocarpaceae* sont de petits arbres conformes à un modèle unique, à couronne ogivale, dépourvus do contreforts ; d'autres, largement majoritaires, ont la forme habituelle chez les grandes dicotylédones forestières. Le lien structural et physiologique entre la réitération aérienne et l'apparition des contreforts est particulièrement aisé à mettre en évidence chez les *Dipterocarpaceae*.

Summary — Our knowledge of the architecture of the *Dipterocarpaceae* is limited to observations of Asian species. From this, one can only tentatively conclude that the family is not particularly rich in the number of the architectural models : only those of RAUH, MASSART and ROUX have been observed so far. The distribution of these models varies. In *Shorea* and *Dipterocarpus* there are two models, but a single model (ROUX) in most genera.

Reiteration is very important in the architecture of Dipterocarps. Only those species that spontaneously reiterate can develop into really large trees with flat crowns and buttresses. The existence of these buttresses and the " shyness " between reiterated crownlets points towards the concept of a tree as a colony.

More architectural data, particularly on non-asiatic genera, are needed to give a more complete understanding of the growth dynamics and ecology of this family.

Les travaux relatés ici ont été commencés en 1972, et poursuivis à l'occasion de diverses missions dans le Sud-Est asiatique. Du fait des circonstances, ils doivent peu à l'observation dans le milieu forestier naturel, et ils ont été effectués surtout dans les collections botaniques : Jardin Botanique de Lae (Nouvelle-Guinée), Jardin de Kebun Raya à Bogor (Indonésie), Arboretum des Dipterocarpaceae de l'Institut des Recherches Forestières à Haurbentes (Indonésie), Arboretum de l'Institut des Recherches Forestières à Kepong (Selangor, Malaisie) ; certaines observations ont cependant pu être confirmées dans des peuplements naturels.

Il s'agit donc de recherches préliminaires qui ne portent d'ailleurs que sur un nombre restreint de genres (9, sur un total de 15 pour la famille), et les résultats présentés ici devront être, à tout le moins, complétés. Ils fournissent néanmoins une base de discussion et un point de départ, dans un groupe dont l'architecture végétative est particulièrement simple et majestueuse [1].

Seront successivement présentés :

— Les modèles architecturaux chez les arbres jeunes.
— Les processus d'édification de la cime et des contreforts chez les arbres adultes.

I. — LES ARBRES JEUNES. LES MODÈLES ARCHITECTURAUX.

Le modèle architectural a été défini comme étant l'expression visible du programme génétique qui préside, en dehors de tout traumatisme, au développement aérien et souterrain de la plante. Cette

* Adresse : cf. Liste des participants.

1. Je tiens à exprimer ma gratitude envers mes collègues Francis S. P. NG, Tim C. WHITMORE, Peter S. ASHTON et Tjahjono SAMINGAN, pour les enrichissantes discussions que nous avons eues.

Source : MNHN, Paris

définition a été discutée dans divers ouvrages (Hallé et Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1974 ; Hallé, Oldeman and Tomlinson, 1978) auxquels je prie le lecteur de se reporter pour une compréhension satisfaisante du concept lui-même. La terminologie des modèles indiquée dans ces ouvrages sera utilisée dans ce qui suit.

Il est peut-être utile de se rappeler que l'identification du modèle architectural n'est aisée que sur des arbres jeunes, ne dépassant pas 5 à 10 mètres de hauteur, vigoureux, non traumatisés, et relativement soustraits aux intempéries, grâce à l'écran que forment, au-dessus d'eux, les cimes protectrices des arbres adultes. Dans ces conditions, il est fréquent que les jeunes *Dipterocarpaceae* offrent des architectures d'une exceptionnelle clarté — et d'une beauté saisissante.

Jusqu'à présent, trois modèles architecturaux distincts ont été reconnus dans la famille, ce nombre étant, bien entendu, susceptible d'augmenter à mesure que progresseront les investigations, notamment parmi les espèces non asiatiques.

Parmi ces trois modèles, deux représentent une ramification rythmique de l'axe primaire : modèle de Rauh, modèle de Massart ; le troisième s'en distingue par une ramification continue du tronc ; c'est le modèle de Roux, qui est quantitativement le plus important parmi les *Dipterocarpaceae*.

Le modèle de Rauh.

Défini par l'orthotropie généralisée et l'équivalence de tous ses axes aériens, par sa croissance et sa ramification rythmiques, par sa sexualité latérale qui n'interrompt pas la croissance des axes, ce modèle, par ailleurs si fréquent dans la forêt tropicale humide, semble rare chez les *Dipterocarpaceae*.

La figure 1, relative à un *Dipterocarpus* observé au Jardin Botanique de Bogor, montre avec une particulière netteté, la verticillation des branches sur le tronc ; on notera l'orientation verticale de l'extrémité apicale de chaque branche ; cette orientation traduit l'orthotrophie du modèle de Rauh, même lorsque les parties âgées des branches sont affaissées ; l'arbre, juvénile, en dépit de ses dimensions déjà importantes, n'a pu être identifié, faute de fleurs.

Toutefois, on peut prévoir que la sexualité sera latérale sur les branches ; les inflorescences sont, en effet, latérales dans le genre *Dipterocarpus* (Dr. W. Meijer, comm. pers., 15 juin 1977). L'identification du modèle de Rauh paraît donc certaine.

La liste des espèces conformes à ce modèle est, pour l'instant, fort brève :

	Origine	*Référence*
Dipterocarpus sp.	Pulau Nusa Kambangan (Côte sud de Java)	Bogor VIII.D.70.
Dipterocarpus sarawakensis V.Sl.	Bornéo	Kepong FG5 n° 640
Cotylelobium malayanum V. Sl. « Resak Bukit »[1]	Péninsule Malaise, Bornéo	Kepong K8 Kepong 1J4

Le modèle de Massart.

Comparable au précédent par sa croissance et sa ramification rythmiques, ce modèle s'en distingue par l'existence d'une différenciation parmi les axes aériens qui le composent. L'équivalence des axes dans une orthotropie généralisée, caractéristique du modèle de Rauh, cède la place à un net contraste entre un tronc orthotrope et des branches plagiotropes ; au moins dans le jeune âge, ces dernières forment des étages distincts, et de ce fait, les jeunes *Dipterocarpaceae* construites sur ce modèle ressemblent à s'y méprendre à de jeunes *Myristicaceae* (figure 5).

La figure 4 a représente un jeune « Meranti Kepong », *Shorea ovalis* (Korth.) Bl., observé au Jardin Botanique de Lae ; il s'agit de l'une des plus grandes et des plus grosses *Dipterocarpaceae*

1. Les noms vernaculaires sont pris dans Symington, 1974, et concernent la Malaisie péninsulaire.

Source : MNHN, Paris

malaises, « dépassant souvent 4 mètres de tour » (Symington, 1974). Jeune, cet arbre réalise clairement le modèle de Massart, les branches plagiotropes présentant une phyllotaxie distique et une nette disposition en pseudo-verticilles étagés.

Il est intéressant de comparer l'architecture de l'arbre avec celle de l'une de ses branches (figure 4 b) : on retrouve en effet une disposition rythmique des axe III sur les axes II, comme si la branche répétait, sur le mode plagiotrope, l'architecture de l'arbre lui-même.

Il est certainement prématuré de tenter une évaluation de l'importance quantitative du modèle de Massart chez les *Dipterocarpaceae* ; il semble toutefois qu'il y soit mieux représenté que le modèle de Rauh.

Le modèle de Massart a été, jusqu'à présent, décelé dans les espèces suivantes :

	Origine	*Référence*
Shorea ovalis (Korth.) Bl. « Meranti Kepong »	Péninsule Malaise, Sumatra, Bornéo	Lae 572
Dipterocarpus retusus Bl. (= *D. trinervis* Bl.) « Keruing Gunong »	Bali, Java, Péninsule Malaise	Bogor VI.C. 288
Dipterocarpus cornutus Dyer. « Keruing Gombang »	Péninsule Malaise, Bornéo	Kepong I.J. 8 n° 529
Dipterocarpus costulatus V.Sl. « keruing kipas »	Péninsule Malaise, Sumatra, Bornéo	Kepong G 7

Deux remarques s'imposent concernant ces plantes ; l'une au sujet de leur vitesse de croissance, l'autre à propos de leur phyllotaxie.

— La figure 5 représente le même jeune individu de *Dipterocarpus costulatus*, dessiné à quatre ans d'intervalle, en 1972, puis en 1976. L'étiquetage soigné de l'arboretum de Kepong fournit la date du semis, donc l'âge de l'arbre. A six ans, ce jeune arbre présentait trois étages de branches plagiotropes (1972) ; il en présente cinq à l'âge de dix ans (1976) : au moins, dans ce cas précis, le rythme d'émission des étages est de *un tous les deux ans*. Il s'agit là d'une indication utile, qui devra être vérifiée.

— La phyllotaxie des branches plagiotropes varie d'une espèce à l'autre : j'ai observé des feuilles disposées en spirales sur les branches de *Dipterocarpus costulatus* (fig. 5)), des feuilles distinctes sur celles de *D. retusus*, *D. cornutus* et *Shorea ovalis* (fig. 4).

D'autre part, des indices existent d'une variation phyllotaxique sur les branches, en fonction du stade de développement d'un même individu. Un jeune « Keruing Kipas » d'environ 15 mètres de hauteur, observé à Kepong (Réf. : G 14) présente des branches basses à phyllotaxie distique, les feuilles acquérant une disposition spiralée sur les branches des pseudo-verticilles plus récents.

Dans ce contexte, il est important de faire ici état d'une observation du Dr. P. S. Ashton (comm. pers., 15 juin 1977), selon laquelle, chez beaucoup de *Dipterocarpaceae*, la phyllotaxie des branches, distique sur le jeune, deviendrait spiralée chez l'adulte ; un redressement de la branche accompagnerait cette transformation, la plante elle-même se conformant au modèle de Rauh.

Selon cette observation, une véritable « forme juvénile » existerait chez certaines *Dipterocarpaceae*. Compte tenu de son importance biologique et phylogénétique, c'est là un domaine qui mérite beaucoup d'attention dans l'avenir.

Le modèle de Roux.

Une caractéristique essentielle des deux modèles précédents est la disposition rythmique du fonctionnement apical du tronc.

Le modèle de Roux s'en distingue par l'absence de rythme : chaque feuille du tronc axille une branche, la ramification est donc continue. Par ailleurs, les branches sont typiquement plagiotropes, comme dans le modèle de Massart.

Source : MNHN, Paris

Le modèle de Roux est une incontestable réussite parmi les Dicotylédones arborescentes ; sa prééminence chez les *Dipterocarpaceae* a déjà été mentionnée.

La figure 2 montre l'architecture très simple d'un jeune *Shorea stenoptera* Burck., originaire de Kalimantan (Bornéo) et observé, à l'époque de sa première floraison, dans les plantations forestières de Haurbentes, à Java.

La figure 3 concerne le genre *Dryobalanops* ; 3 a est une plantule de « Kapur », *D. aromatica* Gaertn. f., observée dans un peuplement naturel à Templer Park, Kuala-Lumpur ; 3 b est un jeune *D. lanceolata* Burch., d'environ 15 mètres de haut, introduit de Bornéo au Jardin Botanique de Lae.

Outre les trois espèces qui précèdent, le modèle de Roux a été reconnu chez les espèces suivantes :

	Origine	*Référence*
Anisoptera laevis Ridl. « Mersawa durian »	Péninsule Malaise, Bornéo Bornéo	NG 1976
Balanocarpus heimii King. « chengal »	Péninsule Malaise	NG 1976
Hopea brevipetiolaris (Thw.) Ashton (= *Balanocarpus zeylanicus* Trimen)	Sri-Lanka	Bogor VII.C.3
Hopea dyeri Heim « Merawan palit »	Péninsule Malaise, Bornéo	NG 1976
Hopea helferi (Dyer) Brandis « Lintah bukit »	de la Birmanie à la Péninsule Malaise	Kepong FG 4 n° 639
Hopea odorata Roxb. « Chengal pasir »	de la Birmanie à la Péninsule Malaise	O.R.S.T.O.M. Abidjan
Hopea subalata Sym. « Merawan kanching »	Péninsule Malaise (Selangor)	NG 1976
Hopea wightiana Wall.	Indes, Birmanie	Kepong K7 n° 141
Shorea foxworthyi Sym. « Balau bukit »	Péninsule Malaise	Lae T 573
Shorea havilandii Brandis	Bornéo	Bogor VII.B.43
Shorea leprosula Miq. « Meranti tembaga »	Péninsule Malaise, Sumatra, Bornéo	NG 1976
Shorea mecistopteryx Ridl.	Bornéo	Kepong UI n° 599 Herbier F. Hallé n° 2515
Shorea ochracea Sym.	Bornéo	Kepong Q2 n° 555
Shorea parvifolia Dyer « Meranti sarang punai »	Péninsule Malaise, Sumatra, Bornéo	NG 1976
Shorea pinanga Scheff.	Bornéo	Bogor VII. C.1 Kepong T1 n° 569 Haurbentes
Shorea platyclados V.Sl. ex Foxw. « Meranti bukit »	Péninsule Malaise, Sumatra, Bornéo	NG 1976 Kepong JK6
Shorea seminis (de Vriese) V.Sl.	Bornéo	Bogor VII.C.7
Shorea singkawang (Miq.) Burck. « Meranti sengkawang merah »	Péninsule Malaise, Sumatra, Bornéo	NG 1976

Source : MNHN, Paris

	Origine	*Référence*
Shorea stenoptera Burck.	Bornéo	Haurbentes
Shorea sumatrana (V.Sl. ex Foxw.) Sym. « Sengkawang »	Péninsule Malaise, Sumatra	NG 1976 Kepong 1J 6
Shorea talura Roxb. « Temak »	des Indes à la Péninsule Malaise	NG 1976
Shorea venulosa Meijer	Bornéo	Kepong RI nº 558
Upuna borneensis Sym.	Bornéo	Bogor VIII.D.69 Kepong A6 nº 11
Vatica odorata (Griff.) Sym.	du Viêt-Nam à la Malaisie	Kepong K 10

L'importance du modèle de Roux chez les *Dipterocarpaceae* m'amène à formuler une série de remarques concernant les espèces qui ont adopté ce modèle.

— Chez la majorité de ces espèces, j'ai noté que les branches présentaient une phyllotaxie distique vraie, c'est-à-dire que la disposition des feuilles était d'emblée distique, à l'apex des branches. Cependant, ces observations n'ont porté que sur des individus jeunes, et la remarque du Dr. Ashton, citée ci-dessus, concernant un éventuel changement phyllotaxique avec l'âge, reste valable pour le modèle de Roux : il faut maintenant contrôler si les branches restent plagiotropes, et si leur phyllotaxie reste distique, sur les arbres âgés. Dans le cas contraire, un changement de modèle serait à envisager.

— Parmi les nombreuses modalités d'expression du modèle de Roux, certaines méritent d'être citées :

a) Le port érigé des branches plagiotropes jeunes et, au contraire, le port « pleureur » des branches âgées chez quelques espèces, *Shorea pinanga* par exemple.

b) Le contraste entre les feuilles symétriques de l'axe orthotrope, et les feuilles à limbe dissymétrique des branches plagiotropes (*Hopea odorata* par exemple).

c) L'existence, sur les branches de quelques espèces des genres *Balanocarpus* et *Hopea*, d'une abscission apicale périodique, au sens de Tison (1905) et de Garrison et Wetmore (1961), qui marque, de façon spectaculaire, le rythme d'allongement de ces branches (F.S.P.NG, comm. pers., 1976).

d) Il n'existe pas, chez ces espèces, de rythme de ramification au niveau du tronc, et ce dernier possède donc une ramification continue. Par contre, les branches plagiotropes présentent, chez plusieurs espèces de *Shorea* notamment, une croissance rythmique accompagnée d'un rythme de ramification spectaculaire.

La figure 6, consacrée à *Shorea mecistopteryx* Ridl., montre un jeune arbre d'une vingtaine de mètres de hauteur (6 a), le plan de l'une de ses branches (6 b), ainsi que les « bourgeons » très originaux (6 c et 6 d), qui indiquent le caractère rythmique de la croissance et de la ramification de cette branche. Les bourgeons de *Shorea mecistopterix*, et de beaucoup d'autres espèces du même genre, sont remarquables par le fait que les écailles qui les composent sont séparées par des entre-nœuds beaucoup plus longs qu'il n'est de règle chez les arbres des régions tempérées. Il est possible que des bourgeons de ce type traduisent, non pas un arrêt, mais un ralentissement périodique de la croissance. Leur étude dynamique reste à faire : elle apporterait de précieuses données relatives au problème de la croissance rythmique endogène chez les végétaux ligneux.

— Enfin, mention doit être faite ici des observations et des résultats expérimentaux de NG (1976).

Chez les *Dipterocarpaceae* conformes au modèle de Roux, cet auteur met en évidence le caractère anticipé, ou sylleptique (Tomlinson et Gill, 1973) des rameaux plagiotropes. Sur l'axe orthotrope, une même aisselle foliaire contient au moins deux méristèmes latéraux, dont l'un est à fonctionnement sylleptique — développement rapide sans inhibition initiale, long entre-nœud basal, pré-

Source : MNHN, Paris

feuilles assimilatrices —, tandis que l'autre, s'entourant d'écailles protectrices, prend la forme d'un bourgeon inhibé.

L'auteur montre que ces deux types de méristèmes latéraux ont, dans l'aisselle foliaire, une position relative qui varie d'une espèce à l'autre.

La figure 7 schématise différentes positions observées chez *Shorea*, *Anisoptera* et *Hopea*.

NG (1976) enquête sur les réactions des jeunes plants du « Meranti bukit », *Shorea platyclados*, après un traumatisme lésant l'axe orthotrope ; cette essence, sujette aux attaques d'insectes, est utilisée pour la reforestation en Malaisie.

NG montre qu'en cas de décapitation de l'axe orthotrope, le bourgeon qui accompagne la branche plagiotrope la plus proche de la blessure se développe pour édifier un axe proleptique (Tomlinson & Gill, 1973) — inhibition initiale, développement lent, puis de plus en plus rapide, courts entre-nœuds basaux, préfeuilles en écailles —. L'axe proleptique ainsi formé répète le modèle architectural et assure la régénération de la jeune plante. Ce résultat, conforme aux prévisions de la physiologie végétale classique, semble être la première donnée expérimentale relative à l'architecture des Dipterocarpaceae.

II. — L'édification de l'arbre adulte : la réitération, la formation des contreforts et la « timidité » des couronnes.

La mise en évidence des modèles architecturaux n'est aisée que sur de jeunes arbres poussant, à l'abri des traumatismes, dans les conditions presque optimales du sous-bois. Par la suite, à mesure que la jeune cime s'élève vers la voûte forestière, des mécanismes propres à l'adulte se mettent en place, qui rendent délicate, dans bien des cas, l'identification du modèle.

L'édification de l'arbre adulte, chez les *Dipterocarpaceae*, peut se faire selon deux modalités très différentes, selon que le phénomène de réitération n'intervient pas (1) ou qu'il intervient (2) :

1) Dans un premier groupe d'espèces, minoritaire, l'arbre reste toute sa vie conforme à un modèle unique, sa croissance se confondant avec celle du modèle initial, ainsi que le montre la figure 8.

Plusieurs espèces appartenant aux genres *Hopea* et *Vatica* font partie de ce premier groupe. Ce sont, pour la plupart, de petits arbres à couronnes régulières en forme d'ogives. *Hopea acuminata* Ashton non Merr., de Brunei, est décrit par Ashton (1964) comme un arbre de dimensions moyennes, remarquable par la forme régulière de sa couronne, et par ses branches à ramification horizontale qui lui donnent « l'allure d'un conifère ».

Une caractéristique importante des arbres de ce premier groupe est de présenter un tronc dépourvu de contreforts ; certains d'entre eux peuvent avoir des empattements arrondis à la base du fût, ou des racines échasses (*H. acuminata*), mais jamais, semble-t-il, des contreforts véritables. Cette observation trouvera son sens par comparaison avec les espèces du deuxième groupe.

2) Chez la grande majorité des Dipterocarpaceae, la croissance en hauteur se fait par empilement de modèles architecturaux adventifs (ou réitérations, Oldeman, 1974) ; ces réitérations sont d'autant plus nombreuses que, la couronne se rapprochant de la voûte forestière, l'énergie incidente devient plus abondante.

La figure 9 montre, très schématiquement, la mise en place de réitérations de plus en plus nombreuses et de plus en plus petites, et la déformation corrélative de la couronne.

La réitération est une ramification dont la place, contrôlée par des facteurs écologiques, n'est pas prévisible avec les seules données du modèle, et qui mène à une duplication de ce modèle à partir de méristèmes qui n'étaient pas ceux de l'embryon. Cette définition, ainsi que l'étude descriptive et causale de la réitération, est due à Oldeman (1974, 1978) ; le lecteur se reportera avec profit à ces travaux, pour y appréhender un concept dont l'importance en écologie forestière apparaît essentielle.

Ici, j'insisterai seulement sur deux points : la dynamique de la formation des contreforts, et le phénomène de « timidité des couronnes ». L'un et l'autre vont conduire à une conception « coloniaire » du grand arbre forestier.

Source : MNHN, Paris

La formation des contreforts.

Contrairement aux espèces du premier groupe (figure 8), les *Dipterocarpaceae* disposant du processus de réitération présentent toutes des contreforts.

Le lien entre l'apparition de modèles réitérés dans la couronne de l'arbre et de contreforts [1] à la base du tronc a été établi par Oldeman (1974, 1978) ; en ce qui concerne les *Dipterocarpaceae*, j'ai pu vérifier l'existence d'un tel lien chez *Shorea stenoptera* Burck. (figure 10). Il est maintenant possible de présenter une hypothèse concernant la signification biologique et structurale des contreforts chez les arbres tropicaux.

Le modèle architectural, tel qu'il a été défini plus haut, comporte bien entendu un appareil racinaire souterrain. La réitération, nouvelle copie du modèle architectural, doit, elle aussi, comporter une partie souterraine ; dès lors, il est légitime de rechercher la localisation du système racinaire correspondant au modèle réitéré.

Veillon (1976) décrit pour la première fois, chez *Araucaria rulei* Mueller, des pivots adventifs qu'il considère comme des réitérations souterraines (figure 11 a) ; il avance l'hypothèse « d'une corrélation entre l'apparition des réitérations aériennes et celle des réitérations souterraines. »

Cette corrélation pourrait se présenter de la façon suivante (figure 11) : en même temps que la réitération se développe dans la couronne du jeune arbre, un pivot adventif se met en place sous l'une des racines plagiotropes, à quelque distance du pivot principal (figure 11 c).

Par la suite, le trajet vasculaire complexe qui relie au tronc le pivot adventif tend à se simplifier par un comblement progressif de l'angle que forme le tronc avec la racine plagiotrope initiale (figure 11 d). Ce comblement suppose une stimulation locale du cambium, elle-même liée à l'existence d'un courant privilégié de sève brute le long de la racine horizontale, puis le long de la génératrice correspondante du fût (Petch, 1930).

L'enrichissement de la réitération aérienne va de pair avec l'apparition d'un nombre de plus en plus grand de pivots réitérés ; ces derniers jalonnent les racines plagiotropes initiales, à des distances du tronc qui peuvent devenir fort longues, et qui déterminent l'ampleur définitive des contreforts (figure 11 e). Chaque racine horizontale va soutenir un contrefort, et contribuer à l'alimentation hydrique de l'arbre, par l'intermédiaire de cette « brosse » de pivots courts que connaissent tous ceux qui ont vu de grands arbres tropicaux déracinés par le vent (figure 11 f).

Cette interprétation des contreforts en tant que prolongements de la partie racinaire des réitérations qui constituent la cime, n'entre nullement en conflit avec leur conception en tant que supports garantissant la stabilité de l'arbre ; cette dernière conception, ancienne et classique, a fait l'objet d'une révision bibliographique par Schnell (1970), et a reçu l'appui d'une étude mécanique par Henwood (1973) : il paraît assuré que les contreforts maintiennent la stabilité de l'arbre, le préservant de la chute en cas de développement asymétrique de la couronne, et lui confèrent sa résistance au vent. La seule difficulté rencontrée par Henwood, à savoir l'apparition de contreforts chez de jeunes arbres, encore protégés du vent par le couvert forestier, trouve une solution satisfaisante dans le cadre de l'hypothèse présentée ici : la figure 9 montre que le processus de réitération commence bien avant que l'arbre n'atteigne la voûte.

La timidité des couronnes.

Le phénomène de « timidité des couronnes » (crown-shyness) a été décrit pour la première fois par Jacobs (1955) sur des *Eucalyptus*. Lorsque deux individus appartenant à des espèces « timides » poussent côte à côte, leurs couronnes ne se touchent pas ; pour des raisons qui ne sont pas connues, elles laissent entre elles un vide de quelques décimètres de largeur.

NG (1977) montre que beaucoup de *Dipterocarpaceae* sont « timides » ; ceci n'implique d'ailleurs aucune restriction de leurs possibilités de croissance, certaines espèces timides pouvant figurer parmi les géants de la forêt d'Asie.

1. Au moins chez les espèces « possédant héréditairement la tendance à former de telles structures » (Schnell, 1970). On sait que beaucoup d'arbres ne forment pas de contreforts, même si leur cime s'édifie par réitération : *Mangifera*, *Lophira*, *Baillonella*, *Chlorophora*, etc...

Source : MNHN, Paris

Cet auteur dégage le concept nouveau et intéressant de « timidité entre les éléments constitutifs d'une même couronne » : chez *Shorea curtisii* Dyer ex King et *S. pauciflora* King, la timidité existe, non seulement entre les arbres de la même espèce, mais, au sein d'un même arbre, entre les couronnes élémentaires qui constituent la cime.

J'ai pu faire la même observation sur *Shorea stenoptera* Burck., à Java, et vérifier que les couronnes élémentaires (crownlets) de NG correspondaient aux réitérations de Oldeman (voir figure 10).

Cette timidité qui s'exprime aussi bien entre les réitérations d'une même cime qu'entre les arbres d'une même espèce, plaide en faveur d'une conception « coloniaire » du grand arbre forestier. Une Dicotylédone arborescente ayant atteint ses dimensions maximales, et épanouissant sa couronne au niveau de la voûte forestière, peut être considérée comme une colonie végétale, dont l'individu élémentaire est le modèle architectural, et dont la croissance est assurée par le processus de réitération.

RÉFÉRENCES

Ashton P. S., 1964. — A manual of the Dipterocarp trees of the Brunei State. Oxford Univ. Press.

Garrison R. and Wetmore T. H., 1961. — Studies in shoot-tip abortion : *Syringa vulgaris*. *Am. J. Bot.*, 48 : 789-795.

Hallé F. et Oldeman R. A. A., 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Éd., Paris, 178 p.

Hallé F., Oldeman R. A. A. and Tomlinson P. B. — (Sous-presse : Springer-Verlag. Heidelberg). Tropical trees and forests : an architectural analysis.

Henwood K., 1973. — A structural Model of Forces in Buttressed Tropical rain-forest Trees. *Biotropica*, 5, 2 : 83-93.

Jacobs M. R., 1955. — Growth habits of the Eucalyptus. Commonwealth of Australia Forestry and Timber Bureau, Canberra, 262 p.

Ng F. S. P., 1976. — Responses to leader-shoot injury in *Shorea platyclados*. *The Malaysian Forester*. 39. 2 : 91-100.

Ng F. S. P., 1977. — Shyness in trees. *Nature Malaysiana*, 2, 2 : 34-37.

Oldeman R. A. A., 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. O.R.S.T.O.M., Éd., Paris. 204 p.

Oldeman R. A. A., (sous-presse). — Architecture and Energy Exchange of Dicotyledonous trees in the Forest. Fourth Cabot Symposium : Tropical trees as living systems. Harvard University.

Petch T., 1930. — Buttress roots. *Ann. Roy. Bot. Gard. Peradenyia*, 23 : 277-285.

Schnell R., 1970. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. 1, Gauthier-Villars, Paris, 516 p.

Symington C. F., 1974. — Forester's manual of Dipterocarps. *Malayan Forest Records*, n° 16. Réédition par l'Université Malaya, Kuala-Lumpur, 244 p.

Tison A., 1905. — Remarques sur la chute des bourgeons terminaux chez certains arbres. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, Caen, 9 : 1-19.

Tomlinson P. B. and Gill A. M., 1973. — Growth Habits of Tropical Trees : some Guiding Principles in Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America : a comparative review. Smithsonian Institution, Washington : 129-143.

Veillon J. M., 1976. — Architecture végétative de quelques arbres de l'archipel néo-calédonien. *Thèse d'Université*, Montpellier.

Source : MNHN, Paris

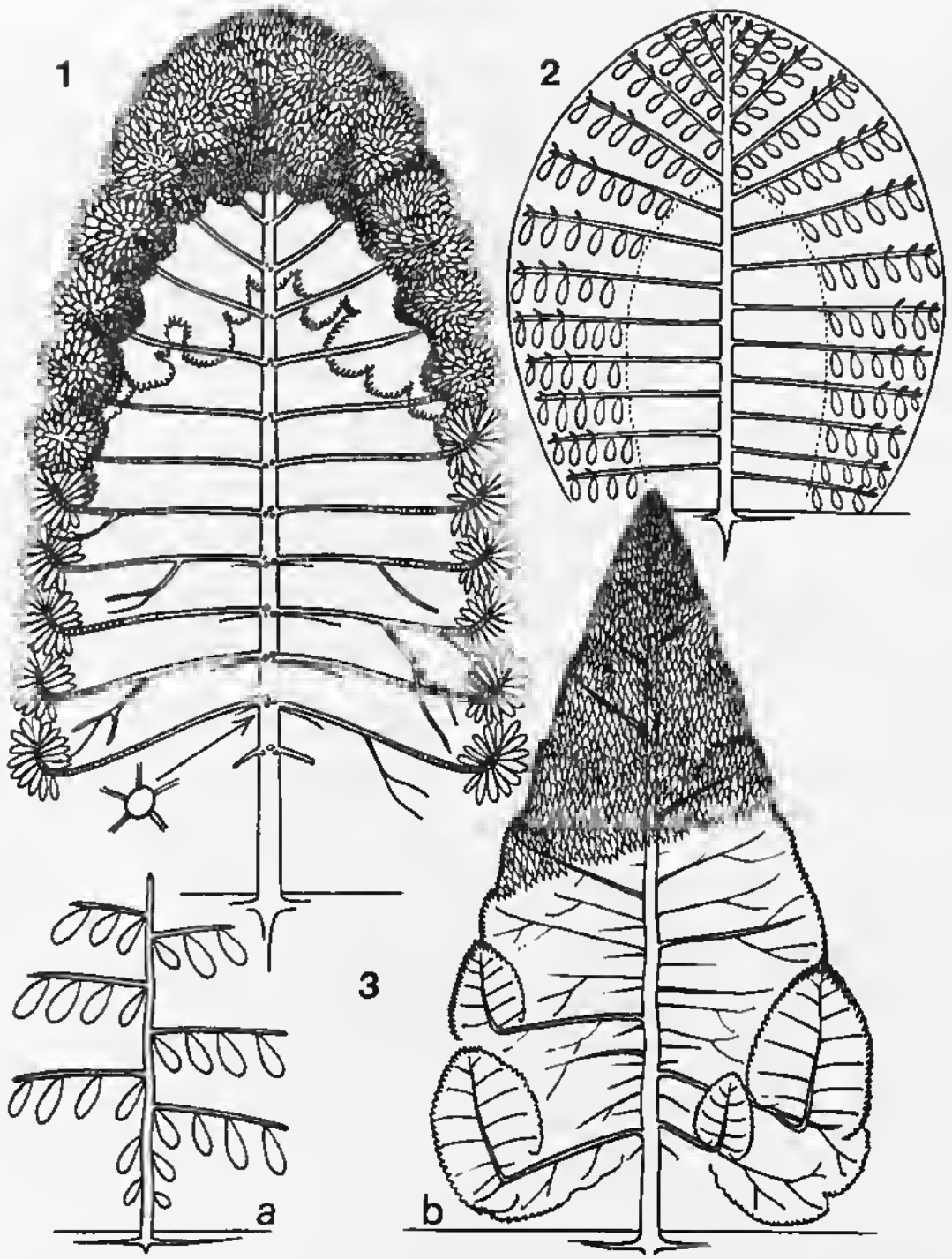


Fig. 1. — *Dipterocarpus* sp., originaire de Pulau Nusa Kambangan, île de la côte sud de Java, et observé à Kebun Raya, Bogor (Réf. : VII.D.70). On notera la verticillation des branches sur le tronc, et l'orientation verticale de l'extrémité en croissance de chaque branche ; cette dernière traduit l'orthotropie généralisée du modèle de RAUH. Hauteur : 23,5 mètres ; diamètre basal : 41 cm. Fig. 2. — *Shorea stenoptera* Burck., originaire de Kalimantan (Bornéo) et observé à l'arboretum des Dipterocarpaceae de l'Institut des Recherches forestières à Haurbentes (Java). Jeune arbre de 7 mètres de haut, conforme au modèle de Roux ; la ressemblance avec la Rubiaceae pionnière *Anthocephalus chinensis* est remarquable. Fig. 3. — Le modèle de Roux dans le genre *Dryobalanops*. a : plantule de « Kapur », *D. aromatica* Gaertn. f., observé à Templer Park, près de Kuala Lumpur, Malaisie. Hauteur : 1 mètre. b : *D. lanceolata* Burck., originaire de Bornéo et observé au Jardin Botanique de Lae, Nouvelle-Guinée (Réf. : 576). Hauteur : 15 mètres. On notera l'apparition des première réitérations sur les branches basses.

Source : MNHN, Paris

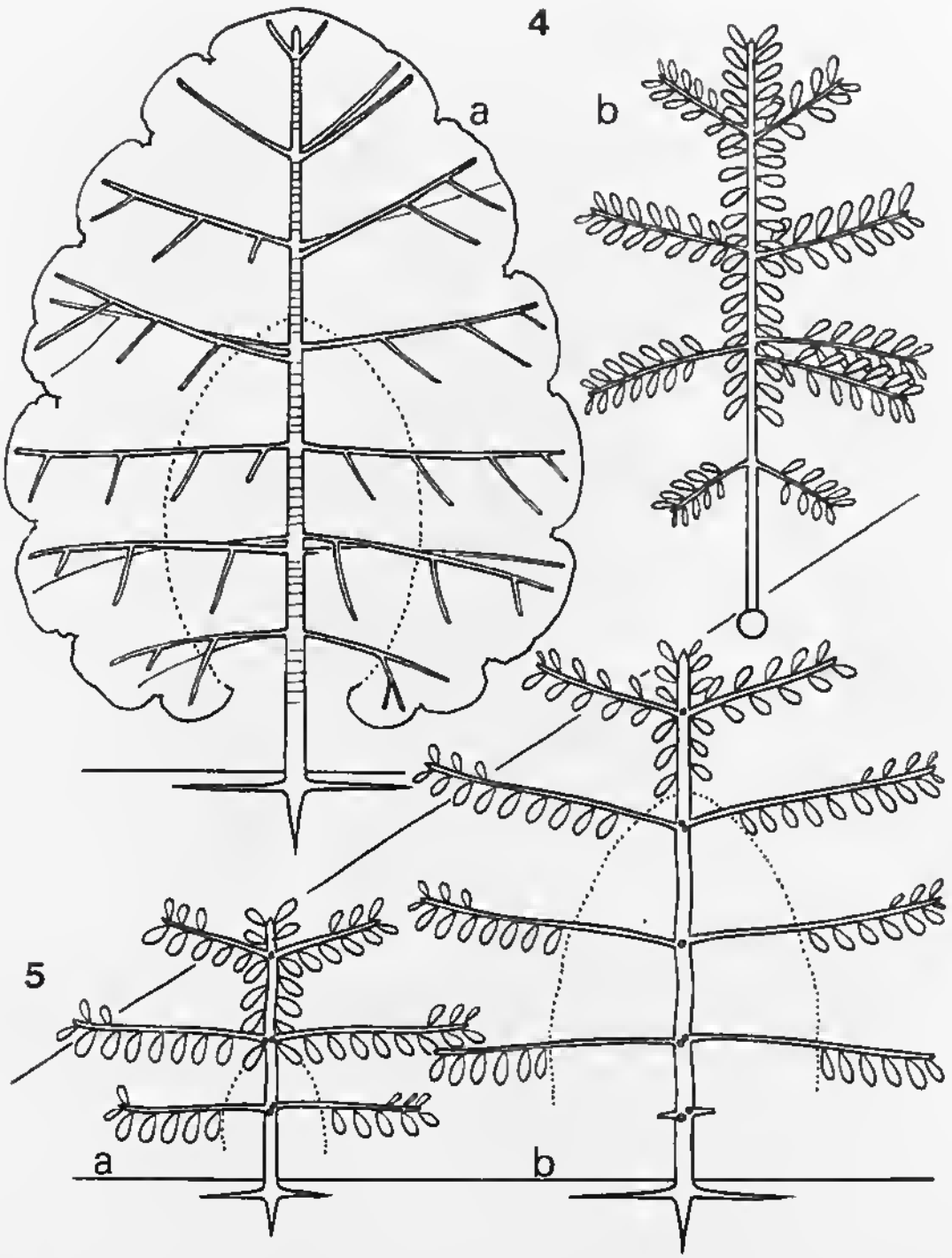


Fig. 4. — *Shorea ovalis* (Korth.) Bl., « Meranti Kepong », originaire de Malaisie et observé au Jardin Botanique de Lae, Nouvelle-Guinée (Réf. 572). a : jeune arbre, de 7 mètres de hauteur, conforme au modèle de Massart. b : une branche vue en plan, montrant la disposition rythmique des axes III ; la phyllotaxie est distique sur tous les axes végétatifs d'ordre supérieur à 1. Fig. 5. — Le rythme de croissance chez *Dipterocarpus costulatus* V.Sl., « Keruing Kipas ». a : un jeune plant de 2 mètres de hauteur, âgé de six ans et présentant trois étages plagiotropes. b : le même à l'âge de six ans et présentant trois étages plagiotropes. b : le même à l'âge de dix ans, présentant cinq étages, et haut de 5 mètres ; le rythme d'émissions des étages serait de un tous les deux ans. Observations faites à l'Arboretum de l'Institut des Recherches forestières à Képong, Malaisie.

Source : MNHN, Paris

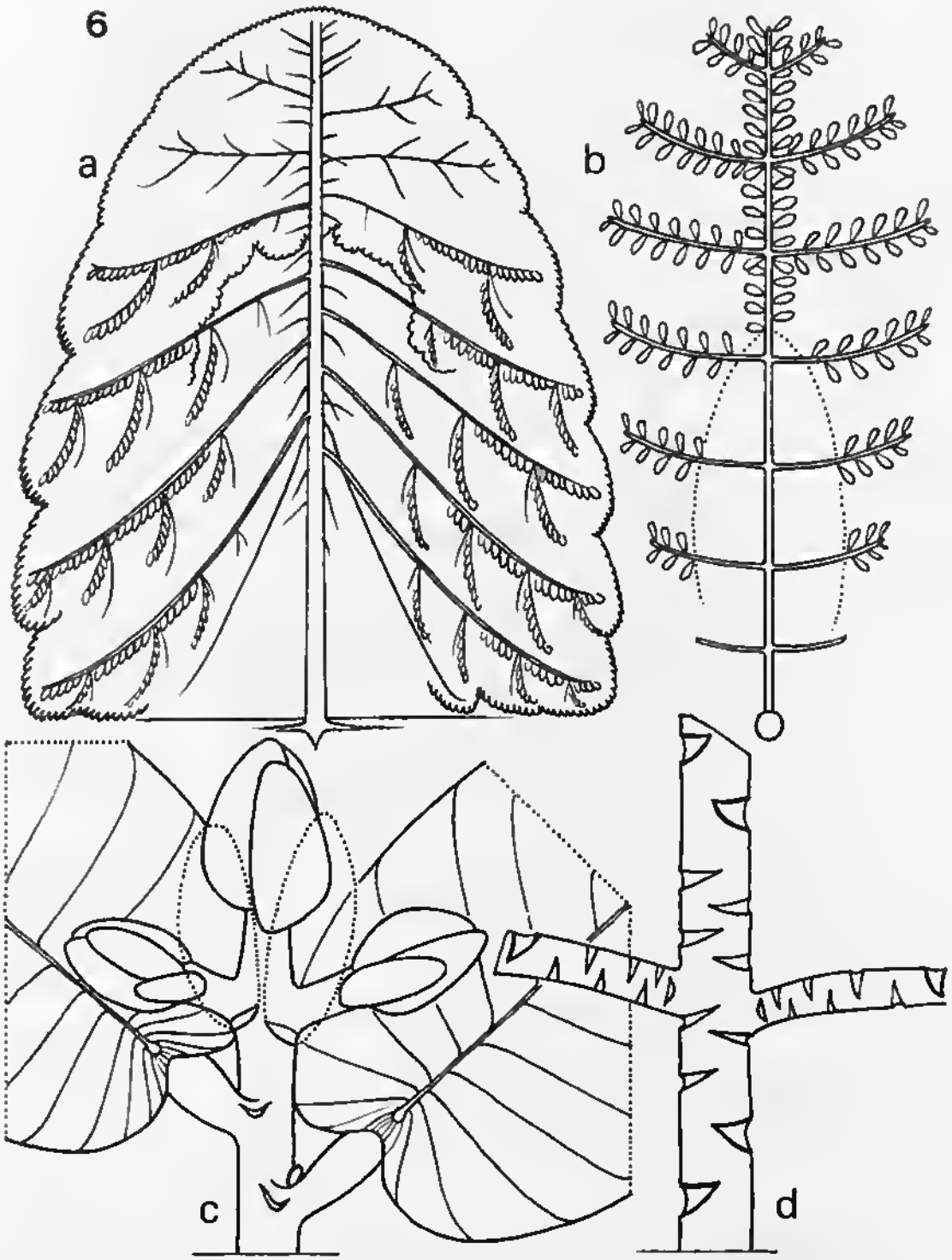


Fig. 6. — *Shorea mecistopteryx* Ridl., de Malaisie, observé à Képong. a : jeune arbre de 20 mètres de hauteur, conforme au modèle de Roux. b : plan d'une branche basse, longue de 8 mètres et montrant la disposition rythmique des axes III. c : le « bourgeon » apical de la branche : les écailles qui le composent sont séparées par des entrenœuds beaucoup plus longs qu'il n'est de règle chez les arbres des régions tempérées. d : les traces laissées par les « bourgeons ». Références : Képong UI n° 599, lot 62/58 ; herbier F.H. n° 2515, Institut de Botanique de Montpellier.

Source : MNHN, Paris

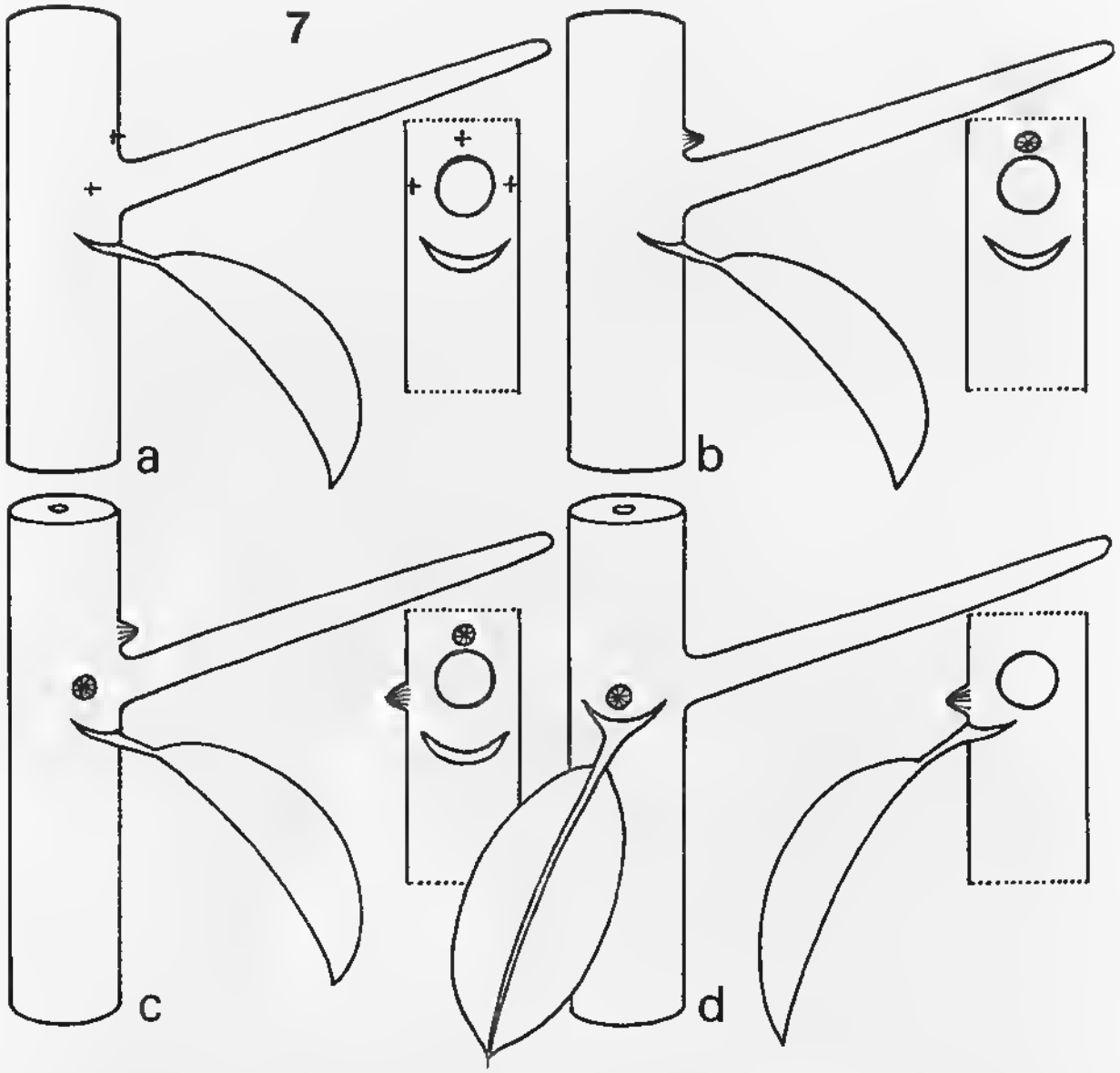


FIG. 7. — **Positions relatives des méristèmes à fonctionnement sylleptique et proleptique au sein d'une même aisselle foliaire, chez les Dipterocarpaceae conformes au modèle de Roux. a : par rapport à la branche sylleptique (O), les méristèmes proleptiques ont trois positions possibles (+) ; b : chez *Anisoptera laevis*, le méristème proleptique est unique et situé au-dessus de la branche ; c : chez *Shorea sumatrana*, deux méristèmes proleptiques encadrent la branche, l'un au-dessus, l'autre à côté ; d : le méristème proleptique, unique, est situé sur le côté de la branche, et forme avec cette dernière un angle de 90°, chez *Shorea platyclados* ou *Hopea brevipetiolaris*. C'est la disposition habituelle chez les Dipterocarpaceae du modèle de Roux. b-d d'après F. S. P. NG (1976). *Hopea brevipetiolaris* a été observé à Kebun-Raya, Rogor, Réf. VII. C.3.**

Source : MNHN, Paris

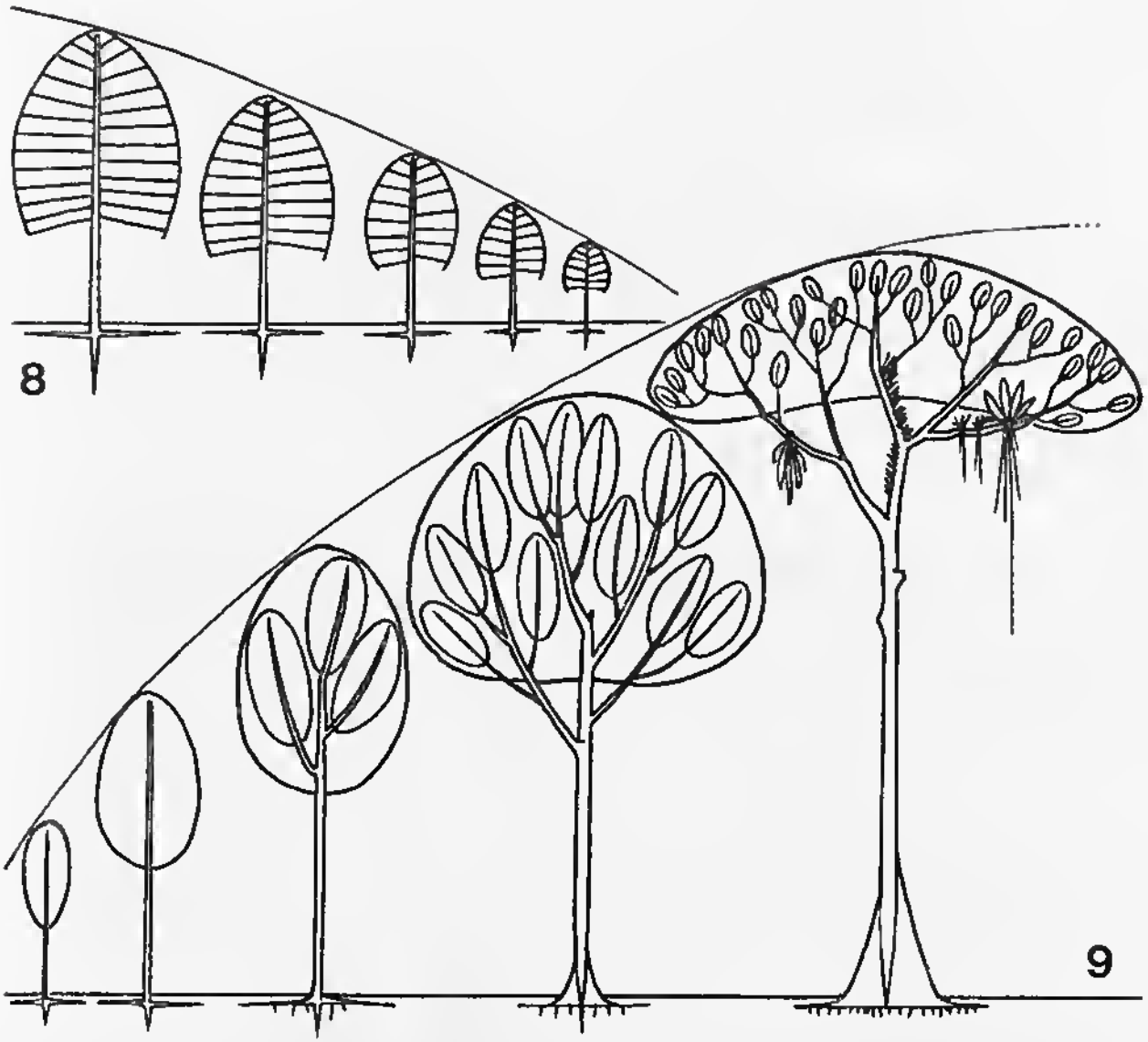


Fig. 8. — Schéma d'une Dipterocarpaceae dont la croissance ne fait pas intervenir le processus de réitération. Exemple : *Hopea acuminata* Ashton non Merr., de Brunei ; petit arbre à couronne ogivale, dépourvu de contreforts (Ashton, 1964). Fig. 9. — Schéma d'une Dipterocarpaceae dont la croissance fait intervenir le processus de réitération (Oldeman, 1974). Exemple : *Shorea palembanica* Miq., de Malaisie. Les arbres de ce type peuvent atteindre de très grandes dimensions. Noter la présence de contreforts.

Source : MNHN, Paris

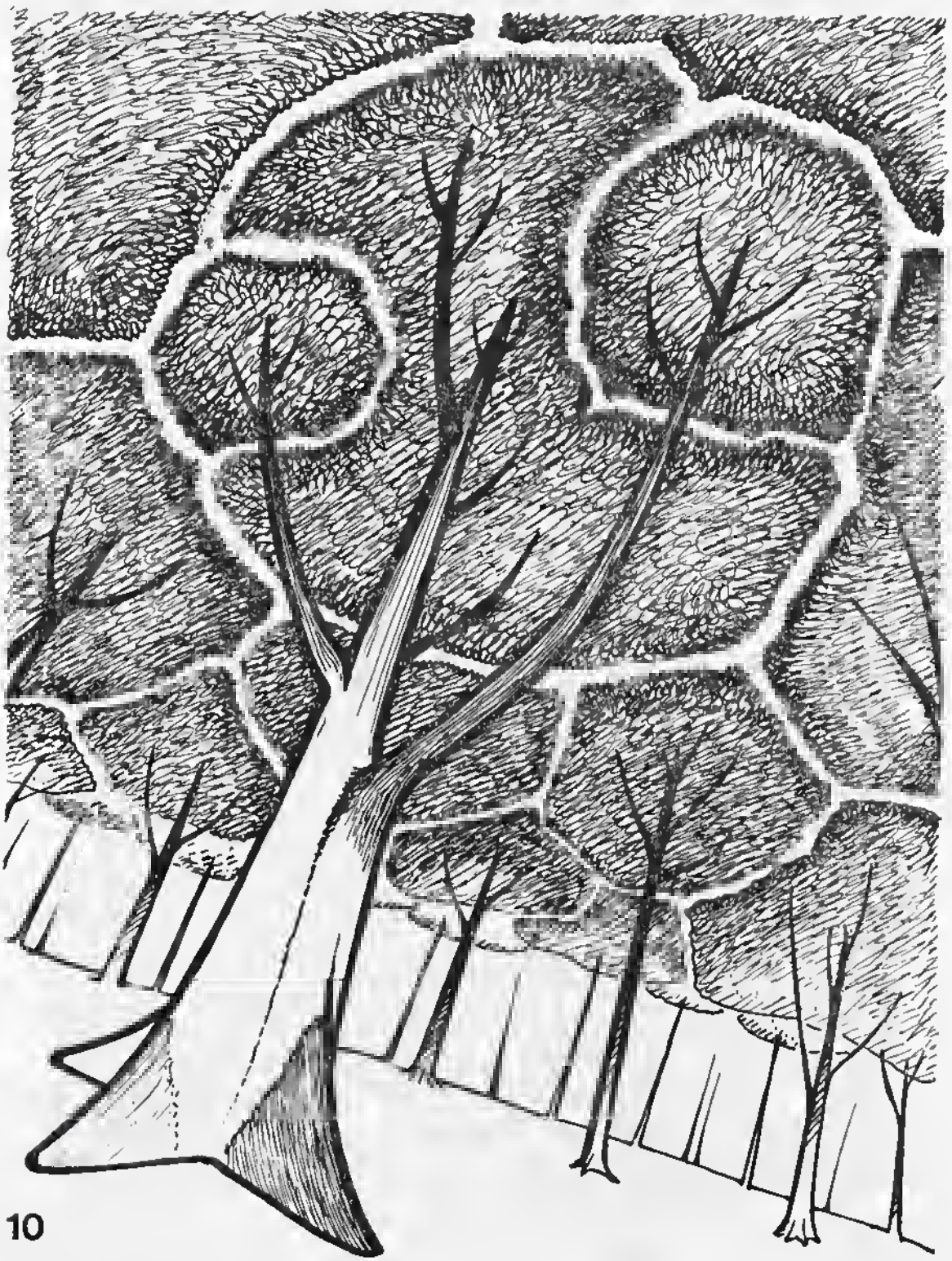


Fig. 10. — *Shorea stenoptera* Burck., en plantation monospécifique à Haurbentes, Java. On note le lien entre la réitération aérienne et le contrefort, la « timidité » entre les couronnes des arbres voisins, enfin, la « timidité » qui sépare, au sein d'une même couronne, les différentes réitérations. D'après des croquis de terrain, 1976.

Source : MNHN, Paris

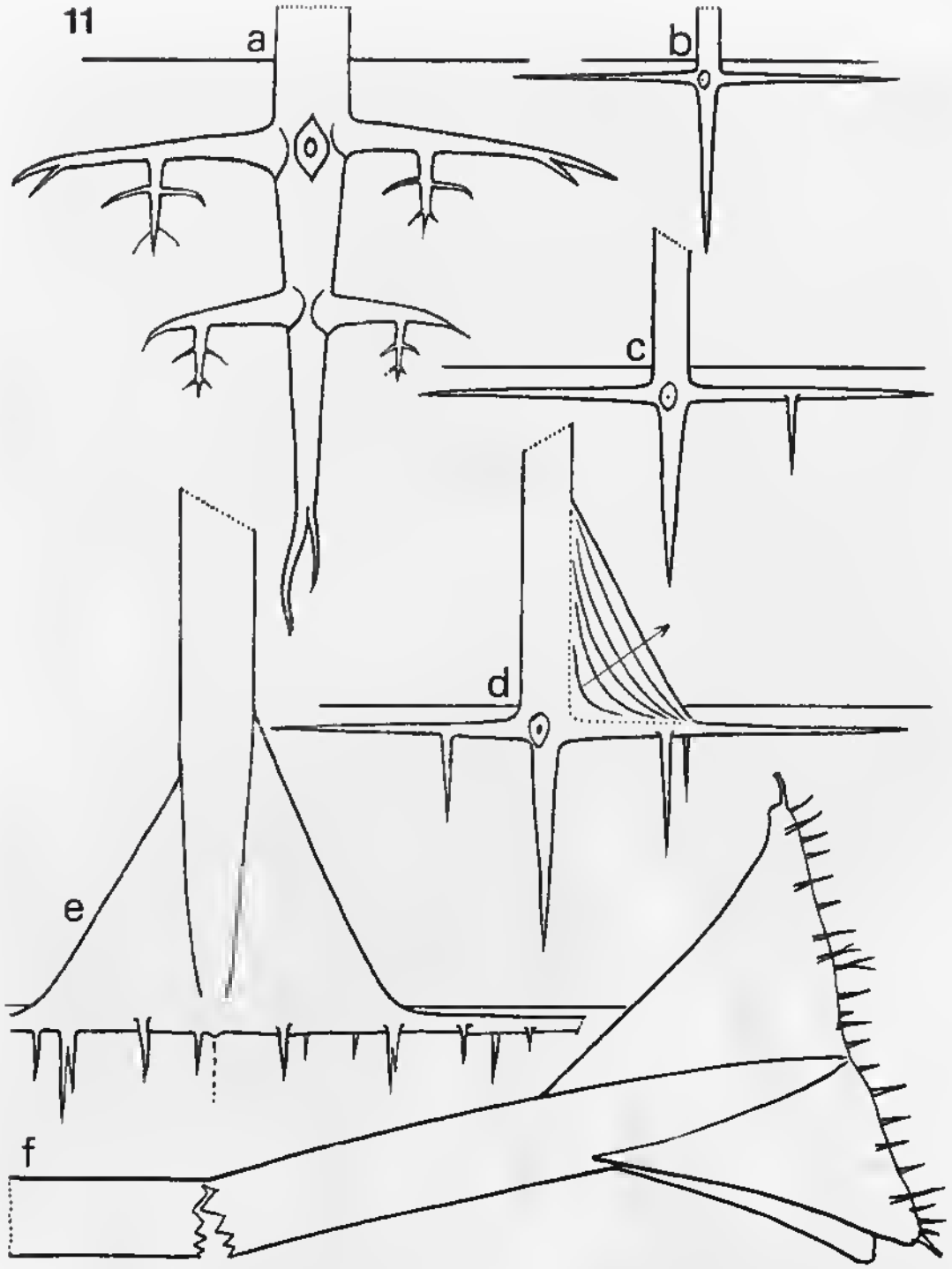


Fig. 11. — Les relations entre les réitérations aériennes, les réitérations souterraines et la formation des contreforts. a : la réitération souterraine chez *Araucaria rulei* en Nouvelle-Calédonie ; on notera les quatre pivots adventifs. Pris dans Veillon, 1976. b : système racinaire simple, d'un jeune arbre encore dépourvu de réitérations aériennes. c : la réitération aérienne se met en place, un premier pivot adventif apparaît. d : les réitérations aériennes et souterraines se renforcent conjointement ; le trajet vasculaire desservant le pivot réitéré se simplifie par comblement de l'angle que forme le tronc avec la racine plagiotrope initiale. e : l'amplitude des contreforts traduit l'amplitude de la « brosse » des pivots réitérés f : la « brosse » de pivots est parfois clairement visible lorsqu'un grand arbre est déraciné.

Source : MNHN, Paris

Fig. 12. — *Shorea* cf. *stenoptera* Burck. Sommet d'un jeune arbre présentant le modèle de Roux. Haurbentes, Java. Comparer à la figure 2. Fig. 13. — *Shorea mecistopteryx* Ridl. Dissection des « bourgeons » apicaux. Képong, Malaisie. Comparer à la fig. 6c.

Source : MNHN, Paris

Fig. 14. — *Dipterocarpus* sp. La verticillation des branches dans le modèle de Rauh. Bogor, Java. Le même arbre est représenté dans la figure 1.

Source : MNHN, Paris

POLLEN SIZE IN DIPTEROCARPACEAE

Jan Muller *.

Résumé — Il apparaît que la taille des grains de pollen chez les *Dipterocarpoideae* est reliée à la taille de la fleur. Probablement ceci est principalement causé par un apport nutritif plus abondant chez le bourgeon en cours de développement. La croissance du pollen est rapide au début, puis elle décroît graduellement tandis que les bourgeons continuent à augmenter de taille.

Summary — Pollen size in *Dipterocarpoideae* is shown to be related to flower size. This is probably mainly caused by a more abundant nutrient supply to the developing bud. Pollen growth is rapid at first, then gradually decreases, while buds continue to increase in size.

Introduction.

In pollenmorphology the relations between exine structure and function are basic to an understanding of the significance of pollencharacters for taxonomy. Although both protoplasmatic content and intine may provide characters of taxonomic importance, this note will concentrate on the exine which is the outer, acetolysis resistant, protective envelope.

Basically the exine consists of ectexine and endexine and is provided with apertures. The ectexine shows the largest amount of structural diversity. For *Dipterocarpaceae* the columellate-reticulate structure found in many Angiosperms and the derived tilioid structure which occurs also in *Acanthaceae* and *Tiliaceae* are of importance. Apertures are colpate in *Dipterocarpoideae* or tricolporate in *Monotoideae* and *Pakaraimoideae* and combine germinative and volume-accommodating (harmomegathic) functions. Also exine structure outside the apertural regions can be interpreted as adapted to changes in curvature resulting from changes in humidity. For further details reference is made to the paper by Maury, Muller and Lugardon (1975).

In this paper pollen size was also briefly discussed and it was stated that, within *Dipterocarpoideae*, a relation appeared to exist between pollen size and flower size. The purpose of the present communication is to analyze this relation more in detail.

Materials and methods.

Mature flower buds of the genera *Dipterocarpus*, *Dryobalanops*, *Hopea*, *Shorea*, *Vateria* and *Vatica* were collected in the Herbarium and measured. Bud size was preferred to flower size since it could be more easily measured and also because in mature buds anthers still retain all their pollen grains, while in flowers opened anthers mays have lost already a considerable amount of pollen. The anthers were hydrated in a dilute solution of a wetting agent and acetolysed according to standard procedure.

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

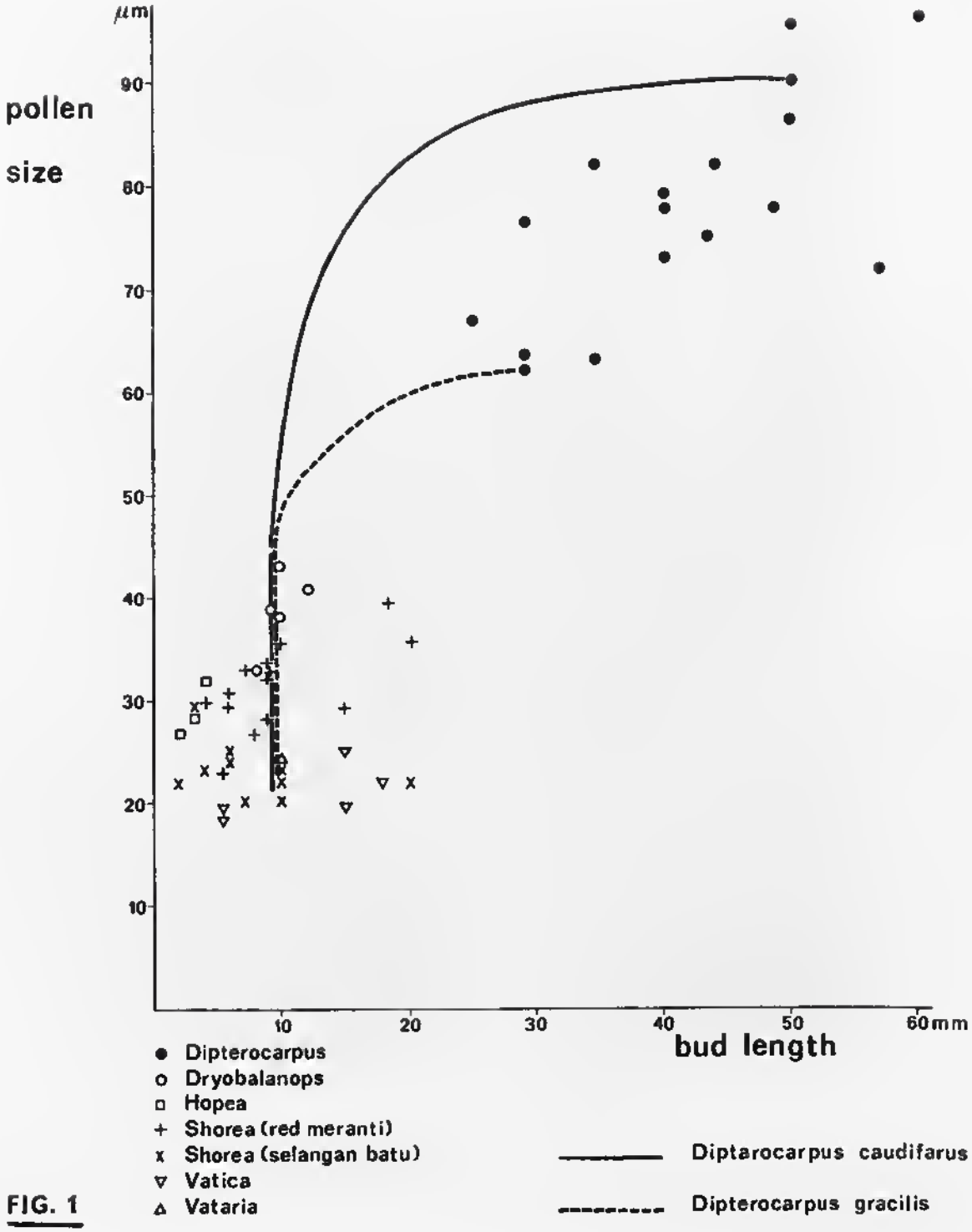


FIG. 1

Source : MNHN, Paris

In each sample 10-25 pollen grains were measured. Furthermore, for *Dipterocarpus caudiferus* and *D. gracilis*, for which especially abundant herbarium material was available, a series of buds from the first acetolysis resistant stage of exine formation to maturity was investigated in a similar way. This yielded data on rates of growth of the developing pollen grains.

The samples investigated are listed in the Appendix.

Results.

On fig. 1 for each mature bud sample investigated mean pollen size is plotted against bud length. For *Dipterocarpus caudiferus* and *D. gracilis* averaged curves for the developmental stages are drawn. The general distribution of points shows that the larger buds of the genus *Dipterocarpus* produce significantly larger pollen grains than the smaller buds of the other genera. Also within this genus this relation appears to exist.

Both *Dryobalanops* and *Hopea* and the red Meranti group of *Shorea* follow the general trend, both between genera and within. *Vatica* and the Selangan Batu group of *Shorea* do not show this trend, as within each genus bud size appears to vary much more than pollen size. However, more observations are needed before this difference can be considered significant.

Regarding development, the curves for the two *Dipterocarpus* species indicate that, if bud growth is taken as roughly proportionate to time, three periods can be distinguished. First, a period with initial very rapid expansion from the first acetolysis resistant stage which is comparable in dimension with the mature pollen of small flowered genera such as *Vatica* and *Shorea*. This is followed by a period in which pollen growth slows down, while in the last stage pollen growth virtually ceases, while bud growth is still considerable.

Discussion.

Of the factors influencing pollen size in Angiosperms water relations and mineral nutrition have been shown important. Chromosome numbers sometimes show a relation to pollen size in that at the intraspecific level polyploids generally have larger pollen grains than their diploids. In *Hopea* the diploid species *H. odorata* and *H. wighteana* have pollen with mean sizes of 27.0 μm and 34.2 μm respectively, while the tetraploid *H. nutans* has a mean size of 29.6 μm. In the diploid *Shorea leprosula*, *S. robusta* and *S. smithiana* mean pollen sizes of respectively 27.5 μm, 26.7 μm and 37.3 μm were found, while in the tetraploid *S. ovalis* pollen grains possess an average size of only 26.2 μm. No correlation with ploidy level thus is apparent. The difference in basic chromosome number between *Dipterocarpus* and *Vatica* with $\times = 11$ and *Dryobalanops*, *Hopea* and *Shorea* with $X = 7$ is not correlated with pollen size. These limited data do not suggest any influence of chromosome number on pollen size.

A relation between flower size and pollen size has also been established in e.g. *Fouquieriaceae* (Henrickson, 1967), *Cactaceae* (Leuenberger, 1976) and *Polemoniaceae* (Tayloa & Levin, 1975). In *Dipterocarpaceae* neither the selective advantage of large pollen grains or large flowers is obvious, but what is of great significance is fruit size. Since flower size is correlated with fruit size and with degree of branching of the inflorescence, the hypothesis may be advanced that in *Dipterocarpoideae* pollen size is partly determined by the supply of nutrients in the inflorescence. In the weakly branched, thick-stalked inflorescences this supply per flower may well be larger than in the strongly branched thin-stalked inflorescences where both pollen, flower and fruit size is small because of a much more limited supply. It should be noted, however, that in the case of *Dipterocarpus* increase in pollen size is ceasing at a time when bud size is still increasing, indicating that the nutrient supply cannot be the sole determining factor.

Source : MNHN, Paris

REFERENCES

Henrickson J., 1967. — Pollen morphology of the Fouquieriaceae. *Aliso*, 6 (3), : 137-160.

Leuenberger B. E., 1976. — Die Pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung für die Systematik. *Diss. Botanicae*, 31 : 1-321.

Maury G., Muller J. & Lugardon B., 1975. — Notes on the morphology and fine structure of the exine of some pollen types in Dipterocarpaceae. *Rev. Palaeob. Palynol.*, 19 : 241-289.

Taylor T. N. & Levin D. A., 1975. — Pollen morphology of Polemoniaceae in relation to systematics and pollination systems : scanning electron microscopy. *Grana*, 15 (1-3) : 91-112.

APPENDIX

List of samples investigated

Species	Collection	mean pollen size in µm	bud size in mm
Dipterocarpus			
candiferus	Kostermans 5274	66,0	13
—	—	76,0	26
—	—	72,0	33
—	—	75,0	39
—	Ortik BNB 4622	66,8	11
—	—	62,0	11
—	—	65,0	12
—	—	74,0	14
	—	77,0	16
—	—	89,0	18
—	—	79,0	19
—	—	97,0	20
—	—	86,8	50
—	Wood SAN 16016	23,0	9
—	—	57,0	10
—	—	61,0	11
confertus	Kostermans 6707	72,2	40
—	—	82,3	43
—	SAN 16545	74,6	43
conformis ssp. borneensis	Ashton BRUN 738	63,5	30
costulatus	Ahmad Kep. FR1 99013	75,4	30
crinitus	Wright S 23897	63,4	35
gracilis	Kostermans 1018	24,6	9
—	—	52,0	10
—	—	53,0	12
—	—	52,0	15
—	—	51,0	18
—	—	54,0	20
—	—	54,0	22
—	—	59,0	25
—	—	61,0	29
—	Kostermans & Anta 1177	53,0	14

Source : MNHN, Paris

Species	Collection	mean pollen size in µm	bud size in mm
	—	58,0	18
	—	62,0	19
	—	64,0	21
	—	69,0	25
	—	67,4	25
humeratus	Edwardt 6657	94,3	30
—	Forbes 3019	95,9	50
lowii	Wood SAN 1519	78,1	40
—	—	76,8	48
nudus	Anderson S 15521	78,9	40
—	Jacobs 5548	80,5	40
oblongifolius	Bakar SAN 24959	94,2	60
rigidus	Sitam S 11057	82,2	35
Dryobalanops			
aromatica	Kochummen Kep. FRI 72435	38,6	9
beccarii	bb. 29640	38,3	10
lanceolota	NBF 7082	40,6	12
oblongifolia	Ahmad Kep. FRI 99293	32,7	8
rappa	SAN 27991	43,2	10
Hopea			
andersonii			
ssp. andersonii	Anderson S 11096	24,5	3
bracteata	Haviland 2225	27,1	3
depressinerva	Anderson S 15439	26,1	3
griffithii	Jugah S 15782	25,3	2
kerangasensis	Ashton S 21299	29,6	2
mengarawan	Kep FRI 71976	29,9	3
nervosa	Kep. FRI 97736	29,9	3
nutans	Rashid S 10138	28,7	4
pachycarpa	Ashton S 21300	34,8	4
semicuneata	Ampuria SAN 36463	26,2	2
treubii	Abang Muas S 10134	27,3	3
vesquei	Brunig S 4424	29,8	3
wyatt-smithii	Wood SAN 15061	29,5	3
Shorea			
acuta	Ashton BRUN 3076	32,8	9
albida	Zainal Kep. 30353	28,2	9
almon	Ahwing SAN 34487	32,8	7
amplexicaulis	Jacobs 5311	34,4	10
andulensis	Ashton BRUN 5435	26,0	8
argentifolia	Esah SAN 35709	29,6	6
beccariana	Ashton BRUN 3086	32,7	9
brunnescens	Asah s.n., Tree 87	23,1	4
bullata	Ladi BRUN 2003	28,1	15
coriacea	Anderson S 9484	30,5	6
curtisii	Ngadiman SF 34782	22,7	5
dasyphylla	Rosli S 14905	29,9	4
geniculata	Suhaili S 1929	21,6	20
guiso	Kadir A 3586	22,2	10
hemsleyana	Kep. FRI 98183	39,7	18
hypoleuca	Bakar SAN 36229	22,4	10
isoptera	Wood SAN 1514	22,3	2
kunstleri	Jacobs 5545	32,6	9

Source : MNHN, Paris

Species	Collecion	mean pollen size in µm	bud size in mm
lunduensis	Anderson 15502	20,0	10
maxwelliana	Jacobs 5529	29,3	3
obscura	Wood SAN 15166	24,3	6
pinanga	Smythies 9473	35,5	20
scrobiculata	Meijer SAN 21711	23,8	6
superba	Puasa NBF 4477	20,2	7
Vateria			
indica	d'Alleizette 708	22,5	10
Vatica			
albiramis	Ahan Gibot 35857	19,7	15
coriacea	Jugah S 15798	21,8	18
globosa	Haviland 3168	19,6	5
havilandii	Meijer SAN 36684	18,4	5
oblongifolia ssp. oblongifolia	Brunig S 8644	25,0	15

Source : MNHN, Paris

A CYTOTAXONOMIC VIEW OF THE DIPTEROCARPACEAE WITH SOME COMMENTS ON POLYPLOIDY AND APOMIXIS

K. Jong * & A. Kaur *.

Résumé — Les nombres chromosomiques de 60 espèces de Diptérocarpes de la sous-famille Sud-Est asiatique des *Dipterocarpoideae*, sont désormais disponibles. Ils incluent de nouveaux comptages, non publiés, pour 10 espèces parmi lesquelles 2 triploïdes nouveaux ont été découverts. Les implications évolutives de la polyploïdie en relation avec le modèle de reproduction seront discutées. Cependant, la différenciation de la sous-famille en 2 groupes principaux de genres plus ou moins étroitement reliés, sur les bases des 2 nombres chromosomiques n = 11 et n = 7 reste inaltérée. Des améliorations dans les techniques utilisées laissent envisager le développement des études caryologiques dans cette famille.

Summary — Chromosome counts for over 60 species of Dipterocarps in the S.E. Asian subfamily *Dipterocarpoideae* are now available. These include new unpublished counts for 10 species among which are discovered two futher triploids. The evolutionary implications of polyploidy in relation to the pattern of reproduction will be discussed. However, the differentiation of the subfamily into two major groups of more or less closely related genera on the basis of the two basic numbers, x = 11 and x = 7 remains unaltered. Improvements in the squash technique promise to widen the scope of karyotypic studies in this family.

Introduction.

As part of a joint research project between the Universities of Aberdeen and Malaya, A. Kaur has undertaken a cytoembryological study of Malaysian Dipterocarps (Singh, 1977). This follows a cytotaxonomic survey of the subfamily *Dipterocarpoideae* originally begun in the University of Malaya by Lethbridge and Jong in 1963, a survey which the latter is continuing in Aberdeen as and when the uncertain supply of material allows.

To date, chromosome numbers in the *Dipterocarpoideae* (including unpublished data) for a total of approximately 60 species out of c. 470, about 13 %, have been determined. A complete list of published chromosome numbers has been compiled by Jong (1978). About 15 % (29/189) of the large genus *Shorea* is represented but only about 7 % (8/107) of *Hopea*, half of which are polyploid.

The subfamily can be subdivided into two major groups of genera on the basis of chromosome number. This subdivision appears to be a fundamental one (Jong & Lethbridge, 1967 ; Jong, 1976) and is in accord with the taxonomic subdivision proposed by Ashton (1978) in his revision of the family for Flora Malesiana :

(i) Fruit calyx lobes valvate, vessels solitary, resin canals scattered ; *Vateria*, *Vateriopsis*. *Stemonoporus*, *Vatica*, *Cotylelobium*, *Upuna*, *Anisoptera*, *Dipterocarpus*. Basic number x = 11.

(ii) Fruit sepals expanded and imbricate at the incrassate-cupped base, vessels always grouped, resin canals in tangential bands ; *Dryobalanops*, *Parashorea*, *Hopea*, *Neobalanocarpus*, *Shorea*. Basic number x = 7.

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

As the chromosome numbers of *Cotylelobium*, *Upuna* and *Parashorea* remain unknown, cytological support of the present taxonomic assignation of these genera to the respective subgroups is highly desirable.

Cytological information is still lacking for members of the other two subfamilies : the *Monotoideae* of Africa and the recently recognized *Pakaraimoideae* of Guyana. Any offer of viable seeds and other cytologically useful material will be gratefully received (see Ashton summing-up, in this publication).

Jong (1976) has recently highlighted areas of special interest in dipterocarp cytology and has also drawn attention to the possible existence of agamospermy in some Malesian members of the *Dipterocarpoideae*. Firmer evidence is now available which demonstrates that apomictic reproduction does occur in certain emergent and understorey rain forest trees of the mature phase (Kaur et al., 1978).

Shorea Roxb. ex Gaertn. f.

Pentacme & Doona.

The genera *Pentacme* and *Doona* have recently been reduced by Ashton (1972, 1978) to sections *Pentacmes* and *Doonae* respectively in the genus *Shorea*.

The only previously available chromosome count for a member of the section *Pentacmes* is that provided by Tixier (1953) for *S. siamensis* Miq. (as *Pentacme siamensis* (Miq.) D.C.). The diploid number 2n = 12 implies a basic number of x = 6. *S. siamensis* is apparently a very variable species and thus confirmation of its cytological status is important. Singh (1977) on the other hand, recently recorded 2n = 14 for *S. contorta* Vidal (*P. contorta*) of the Philippines, which conforms to the basic number x = 7 for the genus.

The chromosome number in two of the species of the former genus *Doona* (endemic to Sri Lanka) *S. trapezifolia* (Thw.) Ashton and *S. gardneri* (Thw.) Ashton, is also 2n = 14, which is in accord with taxonomic expectation (Jong & Taylor, in prep.).

Sect. Pachycarpae.

In the section *Pachycarpae* which is endemic to Borneo and includes species well-known for their oil-rich fruits, the illipe nuts, the somatic number in four of the species, viz. *S. pinanga* Scheff., *S. splendida* (de Vr.) Ashton, *S. stenoptera* Burck and *S. macrophylla* (de Vr.) Ashton, have been determined ; all have 2n = 14. A diploid number of 2n = 12 has been previously reported by Tixier (1960) for *S. pinanga* (also as *S. compressa* Burck).

Of the 11 sections currently recognised in *Shorea*, chromosome counts for representatives of *Neohopeae* and *Rubellae* are not yet available.

Neobalanacarpus Ashton.

The exceptional cytotaxonomic interest of this monotypic genus has already been alluded to in earlier papers. *N. heimii* (King) Ashton (previously *Balanocarpus heimii* King) is diploid with 2n = 14. But meiotic analyses from a single tree growing at Kepong Arboretum of the F.R.I. near Kuala Lumpur, revealed the occurrence of varying degrees of failure of pairing at MI, resulting in irregular disjunction of chromosomes. In addition there is also a marked tendency for the chromosomes to associate in two's at MII and Anapahase II (Fig. 1) (Jong, 1976) ; the significance of this type of secondary association is not yet clear.

When the meiotic data are taken together with the morphological peculiarities and taxonomic difficulties encountered in assaigning *N. Heimii* (which appears on the basis of floral, wood and chemical criteria somewhat intermediate between *Hopea* and *Shorea* with perhaps a closer affinity to *Hopea* (Symington, 1943 : Bate-Smith & Whitmore, 1959)) its postulated hybrid origin is not unreasonable. This postulate, however, requires the support of further detailed morphological, cytolo-

Source : MNHN, Paris

gical, and embryological investigation. It is important to determine whether the meiotic pattern observed in the single tree is represented in other provenances, and whether agamospermous processes are involved in the propagation of this species.

Dipterocarpus Gaertn. f.

The cytotaxonomic status of this genus is still somewhat uncertain for there are apparently two basic numbers in this genus x = 10 (Tixier, 1953, 1960; Pancho, 1971) and x = 11 (Roy & Jha, 1965; and Jong & Lethbridge, 1967; Singh, 1977). The possibility that *Dipterocarpus* is possibly dibasic requires urgent confirmation.

II. — Karyotype.

Dipterocarp chromosomes as in most hardwood species are small, varying in length in *Shorea* and *Hopea* for example from 0,5 µm to 2.0 µm after a 2-hour pretreatment in saturated aqueous α-bromonaphtalene. Gradation in size within a genome is gradual, although in certain cases e.g. *S. pauciflora* King & *S. acuminata* Dyer 2 pairs of distinctly larger chromosomes can be readily discerned (Singh, 1977). Variation in chromosome morphology within a genome is also slight. The chromosomes are either metacentric or submetacentric ; a pair of satellited chromosomes may or may not be detectable.

The karyotype is thus of the symmetrical type, at least in species of *Shorea*, *Hopea* and *Dryobalanops* that have been analysed (Singh, 1977).

According to Roy & Jha (1965) who made a comparative karyotype study of five species of dipterocarps, the chromosomes of *Dipterocarpus alatus* Roxb. (2n = 22) are relatively large measuring 2.2 to 4.7 µm in length : three of the chromosome pairs are said to possess secondary constrictions. By contrast, the two species of *Shorea* they analysed (*S. robusta* Gaertn. f. and *S. roxburghii* G. Don (as *S. talura* Roxb.) both 2n = 14) have the smallest chromosomes ranging from 1.4 to 2.8 µm long within a genome : only a single pair of chromosomes bears a satellite. The chromosomes of *Hopea odorata* Roxb. (2n = 14) and *Vatica odorata* (Griff.) Sym. (as *V. grandiflora* Dyer) 2n = 22 are more or less intermediate in size between the two extremes. The duration of pretreatment in α-bromonaphthalene has not been specified by these authors and hence a direct comparison with our own results has not been attempted. Clearly size and morphological differences are discernible in dipterocarp chromosomes but the taxonomic usefulness of such cytological variations has yet to be assessed from a wider representation of the family.

On the basis of their investigation, Roy & Jha (1965) inferred that the trend in karyotype evolution in the *Dipterocarpaceae* involved a decrease in chromosome size and number, and that this was in accord with taxonomic and anatomical data. Recent views on evolutionary trends within the family (see Asthon, 1978, also in this Symposium ; Gottwald & Parameswaran, 1966) do not contradict such an inference, but since chromosomes information for the *Monotoideae* and *Pakaraimoideae* (and closely allied family *Sarcolaenaceae* — see Maguire et al., 1977) are still lacking, it is perhaps premature to pursue this question further.

III. — Polyploidy.

Although the incidence of polyploidy is low (approx. 13 % of cytologically studied taxa), its significance in evolutionary diversification within taxonomically heterogeneous genera such as *Shorea* and *Hopea* may be greater than previously realised. Those are the two genera in the subfamily where polyploid series (2n = 14, 21, 28) are encountered ; in instances where polyploidy is accompanied by apomictic reproduction, the pattern of variation is expected to be more complex. With regard to intraspecific polyploidy, only two examples are at present known, namely, *H. odorata* and *Dipterocarpus tuberculatus* Roxb. (see Jong, 1976).

Source : MNHN, Paris

TABLE I. *Shorea ovalis* subsp. *sericea* (2n = 28).
Chromosome Associations at Metaphase I in 27 clearly analysable pmc's

No. of Cells	I	II	III	IV	Higher Assoc.	2n
2	—	8	—	3	—	28
2	2	11	—	1	—	28
1	5	—	1	5	—	28
1	2	5	—	4	—	28
1	4	6	1	1	1v	28
1	5	4	1	3	—	28
1	4	6	—	3	—	28
1	3	7	1	2	—	28
1	2	3	—	5	—	28
1	5	6	—	1	1?	21 + ?
1	4	—	4	3	—	28
1	—	5	2	3	—	28
1	1	5	3	2	—	28
1	2	8	2	1	—	28
1	—	10	—	2	—	28
1	4	3	3	2	—	27
1	1	4	1	4	—	28
1	5	3	2	1	1	c 27
1	4	5	2	2	—	28
1	4	7	2	1	—	28
1	5	5	3	1	—	28
1	2	6	2	2	—	28
1	2	9	–	2	—	28
1	2	6	2	2	—	28
1	1	9	3	—	—	28
Total 27	71	160	35	60	3	—
Average per pmc	2.6	5.9	1.3	2.2	—	—
Range	0–5	0–11	0–4	0–5	—	—

TABLE II. — Defective Pollen in *Shorea ovalis* subsp. *sericea*.
(Two samples of pollen grains collected on different occasions from the same tree).

Number of p. grains	Stainable with Acetocarmine	Defective	% Defective and 95 % Confidence limits
582	510	72	12.4 ± 2.68
515	488	27	5.2 ± 1.92

Source : MNHN, Paris

Shorea.

S. ovalis (Korth.) Bl. subsp. *sericea* (Dyer) Ashton (sect. Ovales) and *Hopea nutans* are the only two tetraploids (2n = 4 X = 28) recorded so far. Chromosome counts from seedlings of several different wild provenances of subsp. *sericea* in Peninsular Malaysia confirm the tetraploid status of this common subspecies (Jong & Lethbridge, 1967 ; Singh, 1977). Meiotic data however are available for only a single individual (Tree 98) growing in the F.R.I. Arboretum, Kepong, Malaysia. Cytologically this tree behaves as an autotetraploid ; in addition to bivalents, a high frequency of quadrivalents, as well as trivalents and univalents is found in the pollen mother cells (Table I). These configurations occur in varying combinations in different pmcs. The quadrivalents tend to adopt a zigzag orientation at Metaphase I (see figs. 13 & 14 in Jong & Lethbridge, 1967). Chromosome associations higher than quadrivalents have also been observed in a few pmcs and this may be indicative of the presence of structural hybridity.

The meiotic irregularities observed most probably have an effect on pollen fertility but the data presented in Table II, demand caution in their interpretation. It is to be noted that the two pollen samples obtained on separate occasions (in the same flowering season) from the same tree differ significantly ($p < 0.05$) in the proportion of defective pollen grains scored — 12.4 % and 5.2 %. For comparison the frequency of unstained grains in a diploid sexual species such as *S. leprosula* Miq. is c. 4.7 %. There may be several possible explanations for the variation observed in *S. ovalis* and one possibility is suggested in a recent embryological study made on this taxon. It was observed that although the majority of anthers within a flower had a high percentage of well stained pollen, occasionally one or more or all the pollen sacs in a single anther may contain only defective pollen grains, all of which were empty and shrunken (Fig. 2). The underlying cause of this pattern of pollen abortion is uncertain and certainly well worth following up, but it gives a clear warning of the precaution that must be taken in assessing the degree of pollen sterility in *S. ovalis.*

S. ovalis ssp. *sericea* is interesting in another respect, in the frequent production of more than one seedling per seed on germination. The proportion of such multiple seedlings to single seedlings varies from tree to tree as it does in *S. macroptera* Dyer and several other species. Direct embryological evidence is now available indicating that the multiple seedlings in *S. ovalis* are derived through adventitious polyembryony. This example constitutes the first conclusive demonstration of apomictic reproduction in the *Dipterocarpaceae*, and additional evidence (though much of it indirect) suggests of a wider occurrence in the subfamily (see later).

S. resinosa Foxw. in the section *Anthoshoreae*, habitually forms a high proportion of multiple seedlings. The somatic chromosome number determined from roottips of 5 seedlings (of Tree 53, F.R.I., Kepong) is triploid, 2n = 3x = 21.

Another possible triploid, *S. obtusa* Wall. reported as having 2n = 20 by Tixier (1953) requires confirmation (Jong, 1976).

Hopea Roxb.

Hopea nutans is the only tetraploid (2n = 4x = 28) in the genus so far discovered (Jong & Lethbridge, 1967).

Seedlings of *Hopea latifolia* Sym. (misidentified at the time as *H. beccariana* Burck, Jong, 1976) from the Semengoh Forest Reserve, Sarawak, have 2n = 3x = 21. Some cells 2n = c. 20 were also encountered within individual root tips but these were treated for the time being as the result of inadequate spreading of the metaphase plates.

The two species *H. latifolia* and *H. beccariana* are closely related species and distinguished only with difficulty. It seems that the plant from which the seeds were collected at Semengoh Forest Reserve, Sarawak, shares some features in common ; according to Ashton (pers. comm.) it has flowers and leaves of *H. beccariana* but the smooth bark characteristic of *H. latifolia.* The question then arises as to whether the provenance itself from which the triploid seeds were collected arose through hybridization, and this problem notwithstanding, how it sets viable seeds ? Clearly a careful morphological and cyto-embryological study of both species is needed.

Source : MNHN, Paris

Subsequently two other triploid or near triploid taxa in *Hopea* were discovered in our survey, viz. *H. subalata* Sym. (2n = 3x = 21) (Fig. 3) and *H. odorata* (2n = 3x = 20 — 22) (KAUR et al., 1978). The chromosome number of *H. odorata*, based on Vietnamese material, was first reported by TIXIER (1953) to be 2n = 20, and later ROY & JHA (1965) recorded a diploid number 2n = 14 for a specimen growing in the Indian Botanic Garden in Calcutta. Our own counts of 2n = 20 — 22 based on seedlings from a tree at the F.R.I. Arboretum, Kepong, are basically in accord with TIXIER's (1953) observation and can be interpreted as triploid with 2n = 3x = 21 ± 1 pending further confirmation, especially through meiotic analysis. The same tree also produces a high percentage of multiple seedlings, confirming earlier observations by MAURY (1970).

IV. — POLYEMBRYONY AND POLYPLOIDY.

The seeds of a number of dipterocarps are known to produce more than one seedling on germination. In certain species e.g. *Shorea argentifolia* Sym. ex Wood and *Dipterocarpus costulatus* Sloot. such multiple seedlings are encountered only rarely, while in others e.g. *S. ovalis* subsp. *sericea* and *Hopea odorata*, they occur at a high frequency (MAURY, 1968, 1970 ; KAUR et al., 1978). The most notable example of all is *S. resinosa* in which 98 % of seeds planted produced multiple seedlings, confirming the earlier initial observations made by FOXWORTHY (1932) on this species. In one case up to 18 seedlings developed from a single seed (KAUR et al., 1978).

A dipterocarp ovary usually contains 6 ovules, only one of which normally develops into a seed, the rest of the ovules abort. In some cases, more than one ovule may develop resulting in the presence of two or more embryos in a single fruit, while in others several embryos may be variously formed within a single ovule. Without histological evidence, it is in most cases difficult to differentiate between the two main categories of polyembryony, although such an attempt has been made by MAURY (1968, 1970). The genetical consequences would be expected to differ according to the mode of origin of the plural embryos, and hence the precise pattern of embryogenesis requires to be determined in in each case for more meaningful evolutionary deductions.

As stated earlier, *Shorea ovalis* subsp. *sericea* is a tetraploid taxon that habitually produces a large number of twin seedlings (occasionally 3 or 4 seedlings in a single seed). Embryological studies, details of which will be published elsewhere, clearly demonstrate the occurrence of supernumerary embryos — on average 13 — within a single embryo-sac. These embryos, originating from nucellar cells at the micropylar end of the ovule, are expected to be genetically identical to one another and to the parent tree. The fact that germinating seeds produce predominantly twin and single seedlings indicates that most of the pro-embryos fail to reach maturity. It is probable therefore that in mature seeds which contain only a single embryo, it may also have been adventitiously derived.

In certain cultivated varieties of *Citrus* and *Mangifera indica*, a zygotic embryo is often present alongside the nucellar embryos but the former is usually outgrown by the latter. A similar situation exists in *Pachira oleaginea* (BAKER, 1960), and other examples are given in MAHESHWARI & SACHAR (1963).

It has been demonstrated experimentally that fruit formation in *S. ovalis* subsp. *sericea* requires the stimulus of pollination (H. T. CHAN, pers. communication), that is, it is pseudogamous. Since pollen tubes have been observed in a few of the embryological preparations, the possibility that a zygotic embryo may sometimes be formed is not entirely discounted, nor is the likelihood of participation by embryo-sac cells other than the egg in the formation of pro-embryos in addition to those derived from the nucellus.

Other species of dipterocarp that produce multiple seedlings in varying frequency include *Shorea agami* Ashton and *S. macroptera* as well as *S. resinosa*, *Hopea subalata* and *H. odorata* already mentioned. Although it remains to be demonstrated that these are also apomictic, it might be inferred on the basis of chromosome number (odd polyploidy) and on other tentative evidence, that it is probably so in at least *S. resinosa*, *H. subalata* and *H. odorata* — all triploids or near triploids (see KAUR et al., 1978), and *H. latifolia* might also be included here. The triploid condition in these may have

Source : MNHN, Paris

arisen in different ways, and in some probably through hybridization between diploid and tetraploid congeners. Agamospermy might indeed provide a mechanism for overcoming chromosome sterility, and/or the stabilization of a heterozygous combination favoured by natural selection (Darlington, 1939 ; see also Grant, 1971, p. 290).

A close association between agamospermy, polyploidy and hybridity has been clearly demonstrated in a wide range of largely temperate angiosperms (Gustafsson, 1946-1947 ; Stebbins, 1950). Even though much of the available evidence is indirect, such a pattern may also occur in *Shorea* and *Hopea*, with the exception of *S. agami* and *S. macroptera* both of which are diploid. The genus *Citrus* however offers a classic example in which agamospermous types remain predominantly diploid (Stebbins, 1950). *S. agami* seems to follow a pattern of embryogenesis similar to that of *S. ovalis* ssp. *sericea* but embryological data available at present are inadequate for a definite conclusion.

Among temperate plants, apomictic groups in such genera as *Hieraceum*, *Potentilla*, *Crepis*, *Rubus* (subg. *Eubatus*, sect. *Morifera*) are troublesome for the taxonomist, largely because of the multitude of biotypes or microspecies that result from agamospermous reproduction ; the periodic occurrence of hybridization involving the facultative apomicts and related sexual species generate additional variant forms which add to the complexity of the variation pattern (Gustafsson, 1946-1947 ; Stebbins, 1950 ; Grant, 1971). As to what extent agamospermy has been a source of taxonomic difficulty in the *Dipterocarpoideae* is uncertain. The great majority of species appears to be morphologically well defined, and presents no problems, giving no morphological indication of frequent hybridization (Ashton, 1978 and pers. comm.) but some of the classificatory problems at the supraspecific level presented by *Shorea* and *Hopea* (see Asnton in this Symposium) may well in part be attributable to the presence in each genus of species groups or agamic complexes in which sexual and related agamospermous taxa exist side by side.

The demonstration that apomictic reproduction occurs in the *Dipterocarpaceae* adds a fresh dimension to the evolutionary picture of the family, as well as a deeper insight into processes of diversification in the tropics. Agamospermy, whether facultative or obligate, could well in part be an important contributory factor to the floristic diversity of lowland mixed dipterocarp rain forests of S.E. Asia (Kaur et al., 1978 ; see also Ashton, 1978).

V. — Conclusion.

1. — Dipterocarp chromosomes are small as in most tropical trees ; the karyotype is symmetrical, consisting of metacentric to submetacentric chromosomes, showing within a genome a gradual gradation from the longest to the shortest.

2. — Unlike some other well investigated tropical woody angiosperm families e.g. the *Meliaceae* — in which a great diversity of chromosome numbers from $2n = 12$ to c. $2n = 360$ (Styles & Vosa, 1971) occurs — there are only 2 dominant basic numbers in the *Dipterocarpoideae*, $x = 11$ and 7.

3. — The subdivision of the *Dipterocarpoideae* into two major chromosome groups based on $x = 11$ and $x = 7$ accords with that of Ashton's taxonomic treatment of the subfamily.

4. — The two basic chromosome numbers tend to remain constant not only within a single genus, even in heterogeneous genera like *Shorea* and *Hopea*, but between groups of genera. It is premature to say which of the two basic numbers are derived and which ancestral.

5. — There is a low frequency of polyploid series and intraspecific polyploids in the subfamily, the majority of species studied being diploid.

6. — Although polyploidy is rare, it may have far-reaching taxonomic and evolutionary consequences, especially in cases where polyploidy is associated with agamospermy.

7. — Cytogenetical and embryological investigations are required to further elucidate taxonomic relationships and evolutionary problems in the *Dipterocarpaceae*. The breeding systems of closely allied species groups, especially those that include taxa which habitually form multiple seedlings require more intensive study, where practicable this should be on a population basis.

Source : MNHN, Paris

Acknowledgements.

The willing cooperation and kind assistance of the Forest Research Institute, Kepong, and in particular Dr. Francis Ng are gratefully acknowledged.

We are also indebted to Mr. Paul Chai of the Forestry Department, Sarawak, and Dr. P. S. Ashton for the supply of viable seeds ; for Dr. Ashton's information on taxonomy and helpful advice ; to Dr. A. Lethbridge for her contribution of data incorporated in Tables I & II ; to the Royal Society, London and the Carnegie Trust of Scotland for financial support which made possible our participation in the first Dipterocarp Round Table, and to Mme. G. Maury for generous and warm hospitality during the Conference ; to Drs. V. E. Sands, E. Soepadmo, N. M. Pritchard and C. C. Wilcock for helpful advice.

REFERENCES

Ashton P. S., 1972. — Precursor to a taxonomic revision of Ceylon Dipterocarpaceae. *Blumea*, 20 : 357-366.

Ashton P. S., 1978. — A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 64 : 694-705.

Ashton P. S., 1978. — Dipterocarpaceae. *Flora Malesiana* (in press).

Baker H. G., 1960. — Apomixis and polyembryony in *Pachira oleaginea* (Bombacaceae). *Amer. J. Bot.*, 47 : 296-302.

Bate-Smith E. C. & Whitmore T. C., 1959. — Chemistry and Taxonomy in Dipterocarpaceae. *Nature*, Lond., 184 : 795-796.

Darlington C. D., 1939. — The Evolution of Genetic Systems. 1st. ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Foxworthy F. W., 1932. — Dipterocarpaceae of the Malay Peninsula. *Malayan Forest Rec.*, No. 10.

Grant V., 1971. — Plant Speciation. Columbia University Press, N.Y.

Gustafsson A., 1946-1947. — Apomixis in the higher plants. I & II. *Lunds Univ. Arsskrift N.F.*, 42 (3) : 1-66 ; 43 (2) : 71-178.

Gottwald H. & Parameswaran N., 1966. — Das sekundäre Xylem der Familie Dipterocarpaceae. *Bot. Jb.*, 85 : 410-508.

Maguire B., Ashton P. S., Zeeuw C. de, Giannasi D. E. & Niklas K. J., 1977. — Pakaraimoideae, Dipterocarpaceae of the Western Hemisphere. *Taxon*, 26 : 341.

Jong K., 1976. — Cytology of the Dipterocarpaceae. pp. 79-84. In J. Burley & B. T. Styles (eds.). Tropical Trees. Variation, breeding and conservation. Acad. Press.

Jong K., 1978. — Cytotaxonomy. In P. S. Ashton, A taxonomic revision of the Dipterocarpaceae. *Flora Malesiana* (in press).

Jong K. & Lethbridge A., 1967. — Cytological studies in the Dipterocarpaceae. I. Chromosome numbers of certain Malaysian genera. *Notes Royal bot. Gdn. Edinb.*, 27 : 175-84.

Jong K. & Taylor C., 1978. — Cytological studies in the Dipterocarpaceae. II. (in prep.).

Kaur A., Ha C. O., Jong K., Sands V. E., Chan H. T., Soepadmo E. and Ashton P. S., 1978. — Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest. *Nature*, Lond., 271 : 440-442.

Maheshwari P. & Sachar R. C., 1963. — Polyembryony, p. 265-296. In Maheshwari P. Recent Advances in the Embryology of Angiosperms. *Int. Soc. Plant. Morph.*, Univ. of Delhi.

Maury G., 1968. — Germinations anormales chez les Diptérocarpacées de Malaisie. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, 104 : 187-202.

Maury G., 1970. — Différents types de polyembryonie chez quelques Diptérocarpacées Asiatiques. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, 106 : 282-8.

Pancho J. V., 1971. — IOPB Chromosome Number Reports XXXIV. *Taxon*, 20 : 794-5.

Source : MNHN, Paris

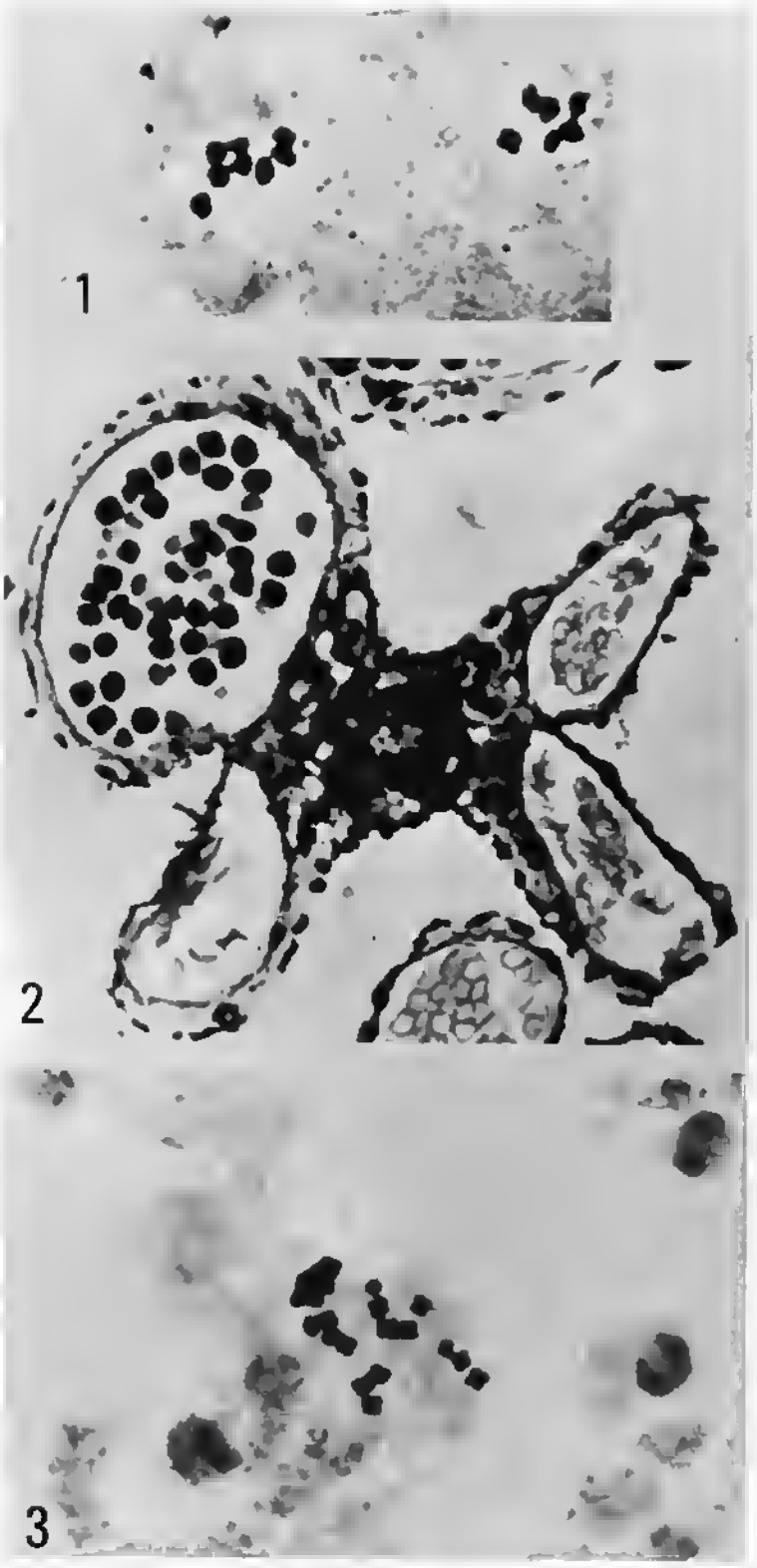


FIG. 1. — *Neobalanocarpus kingii*. Metaphase II pmc showing some chromosomes associated in pairs. Note also the unequal (8 + 6) number of chromosomes in the dyad. × 2,000.

FIG. 2. — *Shorea ovalis* subsp. *sericea*. T. S. anther, three of the pollen sacs contain only defective pollen grains, the other containing mostly full, well-stained pollen grains. × 200.

FIG. 3. — *Hopea subalata*. Somatic metaphase, 2n = 3x = 21 from roottip pretreated for 2 hrs. in α-bromonaphthalene and stained in ferric chloride-alcoholic haematoxylin. A group of 6 overlapping chromosomes in upper left hand corner. × 2,000.
(All from trees growing in the Forest Research Institute Arboretum, Kepong).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Roy R. P. & Jha R. P., 1965. — Cytological studies in the Dipterocarpaceae. *J. Indian bot. Soc.*, 44 : 387-97.

Singh D. (née Awtar Kaur), 1977. — Embryological and cytological studies in some members of the Dipterocarpaceae. *Unpubl. Ph. D. thesis*. University of Aberdeen.

Stebbins G. L., 1950. — Variations and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press. N.Y.

Styles B. T. & Vosa C. G., 1971. — Chromosome numbers in the Meliaceae. *Taxon*, 20 : 485-92.

Symington C. F., 1943. — Foresters' manual of Dipterocarps. *Malayan Forest Rec.*, No. 16.

Tixier P., 1953. — Données cytologiques sur quelques Guttifèrales du Viêt-Nam. *Revue Cytol. Biol. vég.*, 14 : 1-12.

Tixier P., 1960. — Données cytologiques sur quelques Guttifèrales récoltées au Laos. *Revue Cytol. Biol. vég.*, 29 : 65-70.

Source : MNHN, Paris

TAXONOMIC STUDIES IN THE GENUS DIPTEROCARPUS

Willem Meijer *.

Résumé — Le genre *Dipterocarpus* paraît être tout indiqué pour une recherche multidisciplinaire future. Le nombre total d'espèces, 75, est un nombre « utilisable ». Des études initiales ont été réalisées sur la morphologie d'ensemble, l'anatomie du bois et la cytologie de ce genre. C'est le genre le mieux connu, dans la famille, pour ce qui concerne la manifestation des hybrides naturels. Les espèces sont en général bien définies, encore que certains complexes laissent perplexe et demandent des études plus détaillées spécialement au niveau des localités relictes de Java, Bali et Sumbawa comparativement aux populations plus étendues de Sumatra et Bornéo. Les nombres chromosomiques (n = 10 ou 11) comparés á ceux des genres de la tribu des *Shorea* (n = 6, 7) suggèrent que le genre, dans son ensemble, pourrait être un polyploïde archaïque. Des études cytologiques plus détaillées sont nécessaires dans ce sens.

La chimie taxonomique entreprise par l'équipe de Ourisson suggérerait que la spéciation, dans ce genre, aurait peut-être suivi des voies biochimiques différentes pour l'élaboration des terpènes. Les cas parallèles existant chez *Pinus* viennent à l'esprit. D'éventuelles recherches sur la chimie des terpènes pourraient nous éclairer sur l'histoire phylogénique de ce genre. Des recherches complémentaires sur la morphologie du pollen de ce genre sont aussi nécessaires. Des études de terrain révèleraient jusqu'à quel point l'hybridation peut avoir joué un rôle dans la spéciation. D'autres informations sur la distribution détaillée des espèces pourraient compléter le tableau évolutif dans le temps et dans l'espace. En particulier les régions de l'Ouest de Bornéo et de vaste surfaces de Sumatra nécessitent une exploration rapide avant que de grandes étendues de forêt à diptérocarpes ne soient anéanties par les coupes forestières et l'occupation des sols.

Nos études pourraient contribuer à définir de nouvelles surfaces pour les réserves de « Man and Biosphere » et à impliquer des scientifiques locaux dans des recherches continues sur la taxonomie et la pollinisation des arbres, à l'intérieur de ces réserves permanentes.

En ce qui concerne les études écologiques sur l'adaptation des espèces à leur environnement, nous nous concentrerions sur les Parcs Nationaux existants et sur les Réserves Naturelles mais il faudrait aussi envisager l'extension rationnelle de telles réserves afin de contribuer à la conservation permanente des ressources génétiques des plantes du Sud-Est asiatique.

Summary — The genus *Dipterocarpus* seems to be very suitable for further multidisciplinary taxonomic research. The total number of species, 75, is a manageable number. Initial studies have been made on the gross morphology, wood anatomy and cytology of the genus. It is the genus among dipterocarps best known for the occurrence of natural hybrids. Species in this genus are in general well defined, though some perplexing complexes need a lot more detailed study — especially in relict localities in Java, Bali and Sumbawa compared with larger populations in Sumatra and Borneo. The chromosome number (n = 10 or 11) compared with that of genera in the Shorea tribe (n = 6,7) suggests that the whole genus might be an archaic polyploid. More detailed cytological studies are called for.

Chemical taxonomy as carried out by the Ourisson team would suggest that there is the possibility that speciation in the genus has followed different biochemical pathways in the manufacture of terpenes. Parallel cases in *Pinus* come to mind. Possibly further research on terpene chemistry might give us a handle on breaking open the phylogenetic history of the genus. More extensive research on pollen morphology in the genus is also in order. Field studies should reveal to which extent hybridisation might have played a role in speciation. More detailed surveys of detailed distribution of species might add to the picture of evolution in time and space. Especially the western parts of Borneo and extensive areas of Sumatra need speedily exploration before great extents of dipterocarp forest are being wiped away by logging and land occupation.

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

Our studies might contribute to attempts to define new areas for Man and Biosphere reserves and to get local scientists involved in continuous research on taxonomy and tree breeding studies in such permanent reserves.

For ecological studies of adaptation of species to their environments we would concentrate on existing National Parks and Nature Reserves but also make a case for a rational extension of such reserves in order to contribute to permanent conservation of Southeast Asian plant genetic resources.

Dipterocarpus described as a genus by Gaertner in 1810 is probably the most spectacular, the best defined and easiest to recognize genus in the family *Dipterocarpaceae*, quite worthy to be the name giver to the whole family. Leaves tend to be large and thick coriaceous, often with folds along the lateral nervcs, stipules are relatively large leaving amplexicaul scars ; flowers are the largest in the family, about 2.5-8 cm across, resin canals in the wood are dispersed like in *Anisoptera* and *Vatica*. Fruits are in general twowinged. They are most similar to those of *Anisoptera* but in the latter genus the wings are more gradually narrowed at base and the three smaller wings are short narrow acuminate, while tbe calyx tube is united with the nut (in *Dipterocarpus* more free).

The total number of described species is about 75.

Taxonomic evolutionary problems involved with this genus are the following :

a) It is extremely difficult if not impossible to classify species in well defined natural groups. Sections first proposed by Brandis (1895) based on the nature of the fruiting calyx tube appear to be largely unnatural. Too many cases are known that species which share a great amount of characters are classified in different sections. Another problem is that the characters of the calyx tubes can have all kinds of gradual transitions. The many reticulate relationships between species make the genus quite homogeneous.

b) On the basis of anatomical research combined with cytological details, the genus occupies an intermediate position between the *Vatica-Cytolelobium* group of genera and the *Shorea* group (Gottwald and Parameswaran, 1966). Three anatomical characters (inside the Dipterocarp suh-family) bind together the genera at the right of line AB in the diagram given below : solitary vessels, wood fibers with bordered pits and dispersed resin canals. Within the vertical column of field II there is a break however. As regards germination type *Dipterocarpus* with its hypogeous seedlings go together with the *Vatica*-group while *Dryobalanops* goes with the *Shorea* group. This break is consistent with the chromosome numbers (n = 7 in *Dryobalanops* and the whole *Shorea* tribe and n = 11 (or 10 ?) in *Dipterocarpus* and the *Vatica* group). (Jong and Lethbridge, 1967).

This shows clearly that *Dipterocarpus* is somewhere near the crossroads of the evolution of the *Dipterocarpoideae* subfamily .

Gottwald and Parameswaran (1966) consider the *Vatica* subgroup as the most primitive and closest related with the *Monotoideae* subfamily. This would create the situation that the most primitive genera have the highest chromosome number.

Detailed genome analysis would be needed to reveal how the 6-7 chromosomes of *Hopea* and *Shorea* relate to 10-11 chromosomes of *Dipterocarpus*.

c) On the basis of chemical analysis of the terpenes of the bark resins of a series of about 45 species of *Dipterocarpus* a classification can be made into chemical groups (Bisset et al., 1968). However, this does not completely parallel the sections based by Brandis (1895) on the configuration of the calix tube. This means that the reticulate relationships of morphological characters within the genus is in this case paralleled by chemical characters. It is very interesting to note that there are two groups of species with contrasting terpene assemblages :

Group fV (13 species) with the sesquiterpenes caryophyllene and humulene and group I (5 species) with the tri-cyclic sesquiterpenes gurjuncne and calarene and alloaromadrene and a third group (group II with 13 species) which assemble compound characteristics for both group IV and group I. fn case species of group II are hybrids of species belonging to group IV and f this could be explained. A similar case occurs among the hybrids of *Pinus contorta* and *Pinus banksiana* (Mirow, 1956).

Source : MNHN, Paris

As a matter of fact some species of group IV like *Dipterocarpus hasseltii*, *D. indicus*, *D. glandulosus* and *D. gracilis* could also on the basis of overall gross morphology be closely related.

From the work by Parker (1927, 1930), Meijer and Wood (1964), and from data collected by Ashton (in litt. and 1977) and myself it appears that about 10 cases are known of hybrids between species of *Dipterocarpus*, in some of these (*D. costatus* X *obtusifolius*, *D. tuberculatus* X *D. kerrii*) the hybrids belong to different sections based on the calyx tubes. However, no cases are known yet of natural hybrids between species belonging to different chemical groups. Another 30 species have still to be analyzed. According to Professor Ourisson (verbal communication) the chemical work could be extended and re-evaluated now with new chromatographic methods with smaller samples and greater accuracy than ten years ago.

Progress in this field can be made now by a search for more natural hybrids, a more complete chemical survey of species and by producing artificial hybrids between species belonging to chemical groups IV and II, preferably species which are rather regularly flowering and co-existant in native habitats or plantations.

The following would be good prospects :

Group IV		Group II
D. gracilis	×	*D. grandiflorus*
D. gracilis	×	*D. acutangulus*
D. gracilis	×	*D. stellatus*
D. oblongifolius	×	*D. grandiflorus*

It might however take 10-20 years before such hybrids would flower and fruit unless precocious flowering can be induced like done by Kuchummen (1961).

Sepilok Forest Reserve in Sabah and the Kepong Arboretum in Malaya are both sites where such hybridization experiments could be carried out.

For a study of the possible evolutionary trends in the genus *Dipterocarpus* we should of course also consider all the available data on the morphological character variation, the distribution of these characters among the species, and the actual geographic distribution areas of species.

It would appear from existing monographic studies and floras that the following character complexes have to be considered :

1. Size and shape of twigs.
2. Indumentum of young twigs, buds, leaf stalks and blades.
3. Shape, size and thickness of leaves and their plication.
4. Numbers of lateral nerves.
5. Vascular bundles in leaf stalks.
6. Size of stipules.
7. Nature and size of the inflorescence.
8. Size and color of flowering corolla.
9. Number of stamens.
10. Size and structure of pollen.
11. Ornamentation of the calyx tube in the ripe fruit.

This list of character complexes will have to be considered and weighted critically. Some characters are definitely linked like size of twigs, stipules, leaves, number of vascular bundles and numbers of lateral nerves, size of inflorescences and of the flowers, indumentum on various organs. The numbers of stamens varies between 15 (*D. crinita*, *palembanica* and *nudus*), 25 (*D. confertus*, *D. tempehes pro-parte*) to 36 (*D. trinervis*) but seems to be about 30 in the majority of cases (Van Slooten, 1927, 1960). This character might not have any great significance for the relationships between species.

Source : MNHN, Paris

A preliminary model of the evolution of Dipterocarpus.

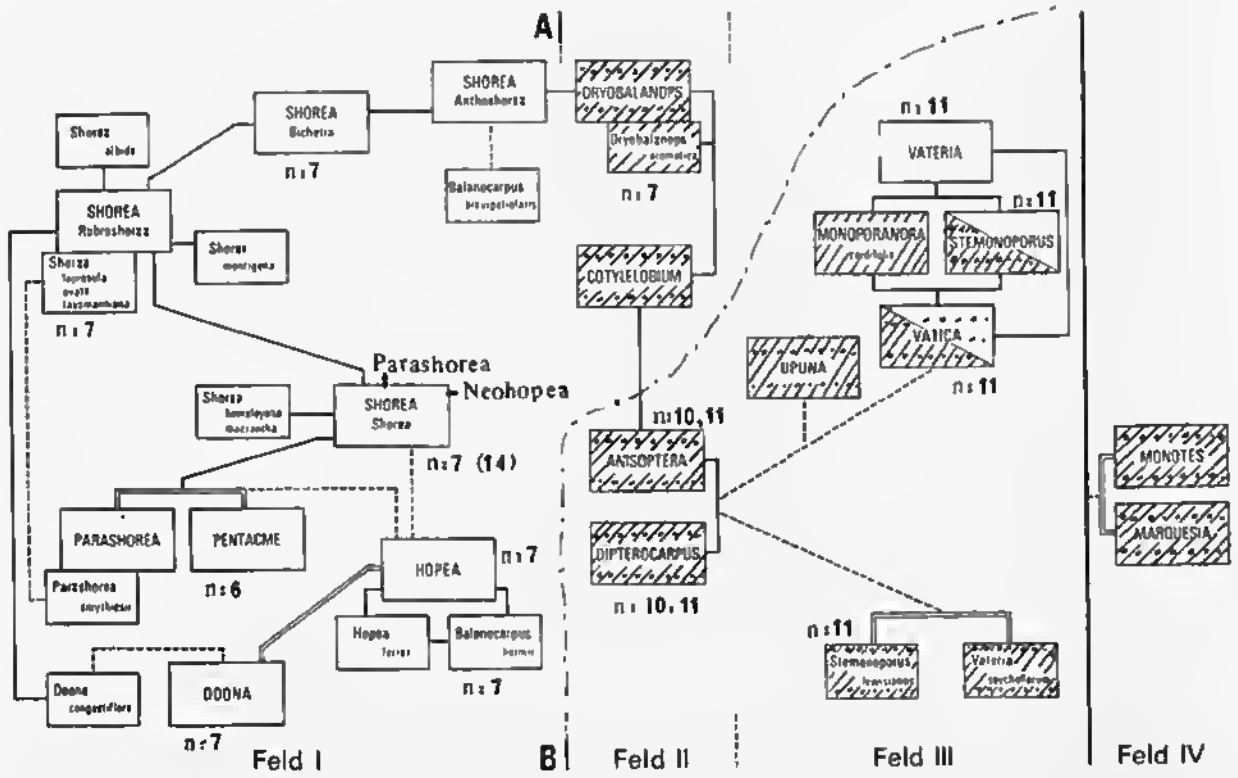
Pending a more stringent character analysis we can try to group species according to their overall morphological resemblances and come up with a preliminary taxonomic scheme of the genus in which both the chemical groups and the sections based on calyx tube configurations are graphically displayed.

In this preliminary model of the genus it is assumed that some species of chemical group IV with smooth calyx tubes which as a group stretch to all the geographic limits of the genus could be closest to the origin of the genus. The geographic center for this group would lie near S. India-Ceylon. A second step in the evolution of this group could have been development of angular to winged calyx tubes and more hairy tomentum. Another biochemical pathway for terpene production, the tricyclic sesquiterpenes of chemical group I could have been taken by some species with tuberculate to winged calyx tube, some also with hairy buds.

Conclusions.

A multidisciplinary approach is needed to elucidate the evolutionary history of the genus *Dipterocarpus*. More detailed cytological analysis is needed to show the relation to *Shorea* and explain

Table 1. — The systematic position of genera in the Dipterocarpaceae according to anatomical characters and chromosome numbers. After Gottwald and Parameswaran (1966) and Jong (1976).



Crosshatching : genera with solitary vessels. Dots : genera with vessels with bordered pits.
– . – . – dividing line between genera with resin canals in tangential bands and resin canals diffuse.
——— dividing line between subfamilies with or without resin canals.

The possible stepwise " evolution " from *Monotes* to *Vatica* and *Dipterocarpus* is visible in this scheme. *Vatica* has the most diverst fruit types.

Source : MNHN, Paris

TABLE II. — Species of Dipterocarpus arranged in chemical groups, based on analysis of terpenes (after Bisset et al., 1968, tableau 3). Simplified, Chemical names in French.

Species Name	α-Gurjunène	Calarène	Alloaromadendrène	Cypérène	Caryophyllène	Humulène	Copaène	Farnésane
Group I								
D. alatus	×	×	×					
D. baudii	×	×	×					
D. cornutus	×		×					
D. dyeri	×	×	×					
D. fagineus	×		×					
D. humeratus	×		×					
D. intricatus	×		×					
D. turbinatus	×	×	×					
D. sublamellatus	×		×					
Group II								
D. acutagulus			×	×	×			
D. costatus	×			×	×			
D. borneensis	×				×			
D. chartaceus			×		×	×		
D. geniculatus			×		×	×		
D. grandiflorus	×		×		traces	traces		
D. grandiflorus	×		×		×	×		
D. hispidus			×		×	×		
D. palembanicus			×	×	×	×		
D. pseudofagineus	×				×	×		
D. sarawakensis			×	×	×	×		
D. stellatus	traces		traces	×	×	×		
D. tuberculatus	×		×		×			
D. verrucosus	traces		traces	×	×	×		
Group III								
D. obtusifolius	×			×		×	×	
D. elongatus			×	×	×	×	×	
Group IV-VI								
D. eurhynchus					×	×		
D. concavus					×	×		
D. confertus					×	×		
D. costatus					×	×		
D. geniculatus					×	×		
D. glandulosus					×	×		
D. gracilis					×	×		
D. indicus					×	×		
D. nudus					×	×		
D. oblongifolius					×	×		
D. rigidus					×	×		
D. stellatus (s.sp. *parvus*)					×	×		
D. retusus					×	×		
D. caudiferus					×	×	×	
D. zeylanicus					×	×		×

Source : MNHN, Paris

TABLE III. — Reticulate relationships in Dipterocarpus Chemical groups (Bisset et al., 1968) and tentative morphological arrangement of species.

the paradox of being morphologically less advanced while possessing a higher almost polyploid number of chromosomes.

Further detailed work on terpene chemistry might show the occurrence of different biochemical pathways and the points where in the evolution of the genus certain species groups could have branched off. Artificial hybrids and a further search for more natural hybrids might demonstrate the significance of species hybridization in the evolution of this genus.

Source : MNHN, Paris

The availability of living gene pools of species inside nature reserves, National Parks, and Arboreta will of course be essential for continuation of this international multidisciplinary research on this genus, one of the most significant examples of giant tropical trees.

Acknowledgements.

The background for this paper was supplied by a study of all available data on *Dipterocarpus* in the library of the Missouri Botanical Garden in which graduate assistant Michael Grayum took part. He prepared from these data and from unpublished data kindly supplied by Dr. P. S. Ashton (Aberdeen) distribution maps of all species recognized in modern monographic studies.

REFERENCES

Ashton P. S., 1977. — Dipterocarpaceae. Revised Handbook Flora of Ceylon, vol. I : 166-196.

Bisset N. G., Diaz M. A. and Ourisson G., 1968. — Constituants du genre *Dipterocarpus*. Essai de classification chimio-taxonomique. *Phytochemistry*, **5** : 865-880.

Brandis D., 1895. — An enumeration of the Dipterocarpaceae, based chiefly upon the specimens preserved at the Royal Herbarium and Museum, Kew, and the British Museum ; with remarks on the genera and species. *J. Linn. Soc.*, **31** : 1.

Gottwald H. and Parameswaran N., 1966. — Das sekundare xylem der familie Dipterocarpaceae. *Bot. Jarhb.*, **85** : 410-508.

Kochummen K. M., 1961. — Precocious flowering (paedogenesis) in Dipterocarpaceae (report of potted seedlings of *Dipterocarpus oblongifolius* flowering at age 7 mos.). *Malayan Forester*, **24** : 236.

Meijer W. and Wood G. H. S., 1964. — Dipterocarps of Sabah. Sabah Forest Rec. No. 5, Forest Dept., Sandakan, 344 p.

Mirov N. T., 1956. — Composition of turpentine of lodgepole X jack pine hybrids. *Canad. J. Bot.*, **34** : 443-457.

Parker R. N., 1927. — Illustrations of Indian forest plants. I. Five species of *Dipterocarpus*. *Ind. For. Rec.*, **13** : 1-29.

Parker R. N., 1930. — Illustrations of Indian forest plants. II. Five species of *Dipterocarpus*. *Ind. For. Rec*, **18** : 1-16.

Slooten D. F. van., 1927. — The Dipterocarpaceae of the Dutch East Indies. II. The genus *Dipterocarpus*. *Bull. Jard. Bot. Buitenz.*, **8** : 263-352.

Symington C. F., 1943. — Foresters' Manual of Dipterocarps. *Malayan Forest Rec. No. 16* (reprint Univ. Malaya, 1974 ; appendix by P. S. Ashton).

Source : MNHN, Paris

CHIMIE — TAXONOMIE DES DIPTÉROCARPACÉES

Guy Ourisson *.

Résumé — Les résultats obtenus il y a plusieurs années à Strasbourg, sur la composition des sécrétions de Diptérocarpacées, sont présentés pour illustrer, sur l'exemple de cette famille :

— le cas de métabolites à distribution familiale (ici, triterpènes dammaraniques, sesquiterpènes, absence de monoterpènes) ;

— le cas de métabolites à distribution générique (p. ex., hydroxydammarénone — II chez *Dipterocarpus*) ;

— le cas de métabolites à distribution infra-générique (p. ex., sesquiterpènes dérivés de l'humulène).

On cherchera à en tirer des indications sur les voies d'évolution biochimique possibles pour des *processus* biosynthétiques, dans le cas de sécrétions.

Summary — The results, obtained several years ago at Strasbourg, on the composition of Dipterocarpaceae secretions, are here presented to illustrate, on this family :

— the case of familial distributing metabolits (here, dammaranic triterpens, sesquiterpens, absence of monoterpens) ;

— the case of generic distributing metabolits (for example, hydroxydammarenon — II in *Dipterocarpus*) ;

— the case of infra-generic distributing metabolits (for example, sesquiterpens deriving from humulen).

Indications on the possible ways of biochemical evolution are given for the biosynthetic processes, in the case of secretions.

Le but du présent mémoire est modeste. Je chercherai à illustrer, par l'exemple de la famille des Diptérocarpacées, quelques aspects généraux du champ d'application, et des limitations, des critères chimio-taxonomiques. L'importance économique actuelle des Diptérocarpacées en tant que fournisseurs majeurs de bois a été pour l'essentiel étrangère aux études chimiques ayant porté sur cette famille : ces études ont en effet essentiellement été consacrées aux constituants polyterpéniques des *sécrétions* de ces arbres (oléo-résines ou résines), constituant les gurjun et les dammars. Je conclurai donc par quelques considérations sur les conséquences pratiques éventuelles des résultats chimio-taxonomiques ; mais, pour conserver un équilibre raisonnable avec les aspects fondamentaux, j'essaierai également de justifier, sur le plan de la « recherche pure », le choix de sécrétions comme celles des Diptérocarpacées pour des études chimio-taxonomiques.

Les résultats obtenus à Strasbourg et ailleurs permettent de montrer que :

— les Monotoïdées ne présentent apparemment pas d'affinités chimiques avec les Diptérocarpoïdées ;

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

— la sous-famille des Diptérocarpoïdées est homogène du point de vue de la présence de triterpènes [1] dammaraniques [2] et de sesquiterpènes [1], et de *l'absence* de mono- et de diterpènes [1] ;

— des genres majeurs comme *Dipterocarpus* sont homogènes du point de vue de la présence d'un triterpène particulier, le « diptérocarpol » ;

— dans ce même genre, les espèces forment divers groupements chimiques, différenciés par leur composition en *sesquiterpènes* ;

— les cas anormaux connus ne conduisent pas à des contradictions, mais au contraire peuvent indiquer des voies de recherches utiles.

Niveau familial.

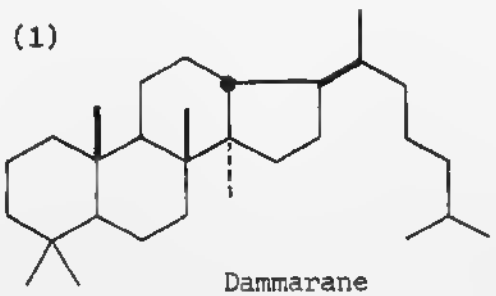
La famille des Diptérocarpacées comprend deux sous-familles : les Diptérocarpoïdées, du Sud-Est Asiatique, et les Monotoïdées, africaines. Les secondes se différencient anatomiquement des premières par l'absence de canaux à résine. Une seule étude chimique semble avoir été faite, sur une seule des quelque trente espèces réparties dans les genres *Monotes* et *Marquesia* ; c'est l'étude, fort limitée, que nous avons faite sur l'extrait du bois de *Monotes kerstingii* Gilg (Pesnelle, 1963). Aucun sesquiterpène ni aucun tirterpène n'a pu être décelé.

Le contraste est total avec *toutes* les espèces de Diptérocarpoïdées, qui produisent parfois en quantités énormes, des résines ou des oléo-résines contenant *sesquiterpènes* et *triterpènes*.

Du point de vue chimique, et en acceptant que le cas de *Monotes kerstingii* soit extrapolable aux autres Monotoïdées, cette sous-famille n'a donc aucune raison d'être maintenue au voisinage des Diptérocarpoïdées ; l'absence de canaux sécréteurs pouvant *accumuler* des polyterpènes est un caractère différentiel renforcé par l'absence de tels polyterpènes, même *dispersés* dans le bois.

Les Diptérocarpoïdées, avec leurs résines à *sesqui-* et à *tri*terpènes, ont un caractère global relativement original : si quelques autres familles, comme les Composées et les Burséracées, ont également des sécrétions à terpènes en C_{15} et C_{30}, la plupart des familles sécrétrices sont plutôt caractérisées par des *mono*-terpènes, ou par la combinaison *mono-* et *di*terpènes (C_{10} et C_{20}) (Conifères, Labiées, etc.).

On peut d'ailleurs préciser davantage les choses, au niveau de la (sous)-famille des Diptérocarpoïdées. Si l'on excepte le cas, sur lequel nous reviendrons, du genre *Stemonoporus* (Bandaranayake *et al.*, 1977), toutes les sécrétions de Diptérocarpées examinées jusqu'ici contiennent des triter-



Dammarane

pènes dérivés du *dammarane* (1) : *Shorea* ou *Hopea* (Mills et Werner, 1956 ; Bisset et al., 1971) *Doona* (Diaz *et al.*, 1966a), *Dipterocarpus* (Bisset *et al.*, 1966), *Anisoptera*, *Cotylelobium*, *Dryobalanops* et *Upuna* (Bisset *et al.*, 1967).

On peut donc considérer que la présence de dérivés de ce squelette est une caractéristique fami-

1. Triterpènes : C_{30}, dérivés du squalène par cyclisation/transpositions ; Diterpènes : C_{20}, dérivés du géranyl-géraniol par cyclisation/transpositions ; Sesquiterpènes : C_{15}, dérivés du farnésol par cyclisations/transpositions ; Monoterpènes : C_{10}, dérivés du géraniol par cyclisations/transpositions.

2. Dammarane : (1).

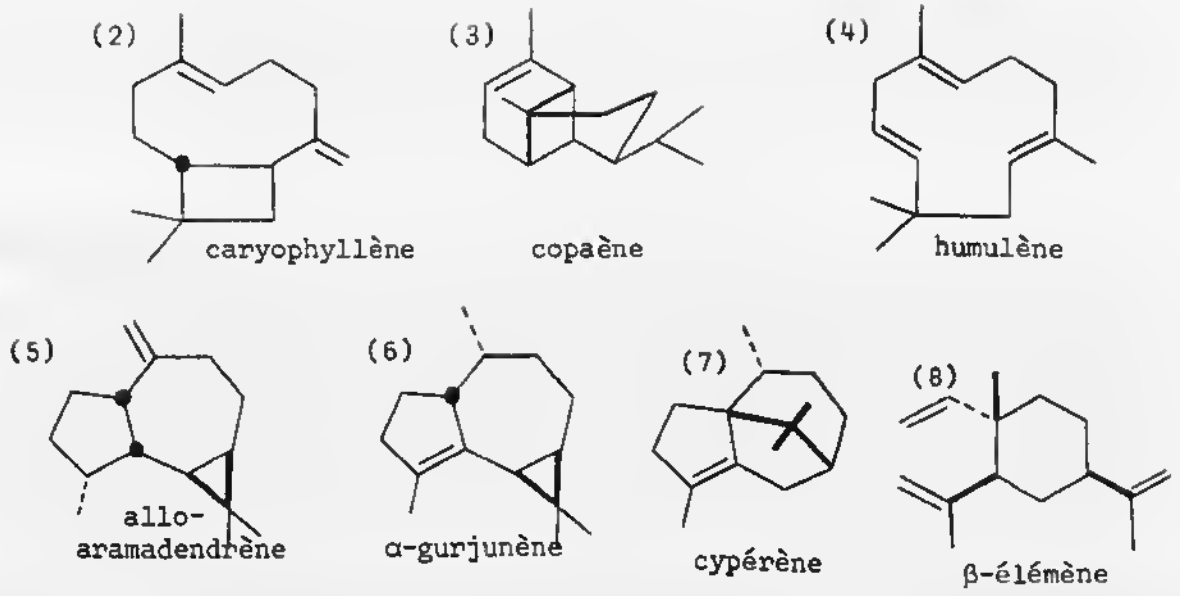
Source : MNHN, Paris

liale [1]. Plus précisément, ces triterpénes sont présents dans les *résines*. Dans un cas, le *bois* et l'*écorce* ont été étudiés (*Dipterocarpus hispidus* ; Bandaranayake *et al.*, 1975) ; les triterpènes dammaraniques n'y ont été isolés qu'en très petites quantités (1 000 ppm dans le bois, 20 ppm dans l'écorce). Cette observation permet de réconcilier avec la généralisation précédente l'exception apparente des six espèces étudiées du genre *Stemonoporus* (Bandaranayake *et al.*, 1977), dont aucune ne contiendrait de dérivé dammaranique : en effet, dans tous ces cas, le bois et l'écorce ont été examinés, mais pas les sécrétions ; je considère que ce genre devrait être à nouveau examiné, et que l'on peut s'attendre à y trouver des dérivés dammaraniques dans les résines, comme pour les autres Diptérocarpoïdées.

Au niveau familial, les *sesquiterpènes* ne permettent pas de tirer une conclusion aussi générale. Cependant, dans *tous* les genres étudiés, au moins une partie des espèces contiennent le caryophyllène (2) et le copaène (3), cependant que cinq autres sesquiterpènes se retrouvent dans au moins trois genres différents : l'humulène (4), l'alloaromadendrène (5), l'α-gurjunène (6), le cypérène (7) et le β-élémène (8). Le Tableau 1 résume ces résultats.

Tableau 1. — (Diaz et al., 1966a, 1966b, 1967, 1971)

Genre	(2)	(3)	Bisset et al. 1966 (4)	(5)	(6)	(7)	(8)
Anisoptera	+	+	+				+
Cotylelobium	+	+	+	+	+	+	
Doona	+	+	+	+			
Dipterocarpus	+	+	+	+	+		+
Dryobalanops	+	+	+	+		+	
Shorea	+	+		+	+	+	+
Upuna	+	+	+		+		



1. Des dérivés du dammarane sont connus dans des sécrétions ou des extraits d'autres familles, mais de loin pas avec la même régularité (p. ex. *Panax*, *Inula*, *Betula*, *Alnus*, etc.).

Source : MNHN, Paris

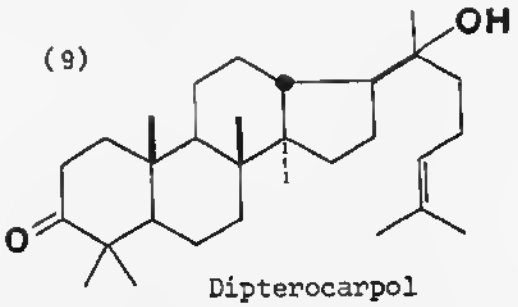
D'autres sesquiterpènes se rencontrent dans un ou deux genres. Nous les mentionnerons plus loin.

Si ces 7 sesquiterpènes ne découlent que d'une très faible fraction des quelques 150 squelettes sesquiterpéniques connus, ils ne forment cependant pas une famille homogène, et tous se retrouvent en dehors des Diptérocarpacées.

Niveau générique.

Les résultats obtenus dans la famille des Diptérocarpacées illustrent deux types opposés de résultats chimiques intéressants sur le plan taxonomique, au niveau du genre. On note en effet la présence de certains constituants dans *toutes* les espèces d'un genre, parfois même d'un genre très riche en espèces comme *Dipterocarpus* (donc de constituants génériques) — ou dans d'autres cas l'existence de constituants sub-génériques, caractéristiques d'un groupe d'espèces mais absents d'autres groupes d'espèces.

L'exemple le plus frappant de constituant générique est celui du diptérocarpol (9), qui a été reconnu comme le constituant triterpénique majeur de la totalité des résines pour la cinquantaine d'espèces étudiées dans le genre *Dipterocarpus* (Bisset *et al.*, 1966 ; Bandaranayake *et al.*, 1975) (sur environ 80 espèces décrites).



Ce caractère générique est d'autant plus marqué que le diptérocarpol n'est un constituant important d'aucune des résines d'autres genres que *Dipterocarpus*. P. ex., dans *Dryobalanops aromatica*, le diptérocarpol, constituant le plus abondant de la fraction neutre de la résine, ne représente que 0.2 % en poids de celle-ci (Cheung, 1968), alors que certaines résines de *Dipterocarpus* en contiennent plus de 30 % [1] !

Niveau sub-générique.

Dans les grands genres *Dipterocarpus* et *Shorea*, un nombre suffisant d'espèces ont été étudiées pour permettre des conclusions claires sur des groupements naturels d'espèces au sein du genre.

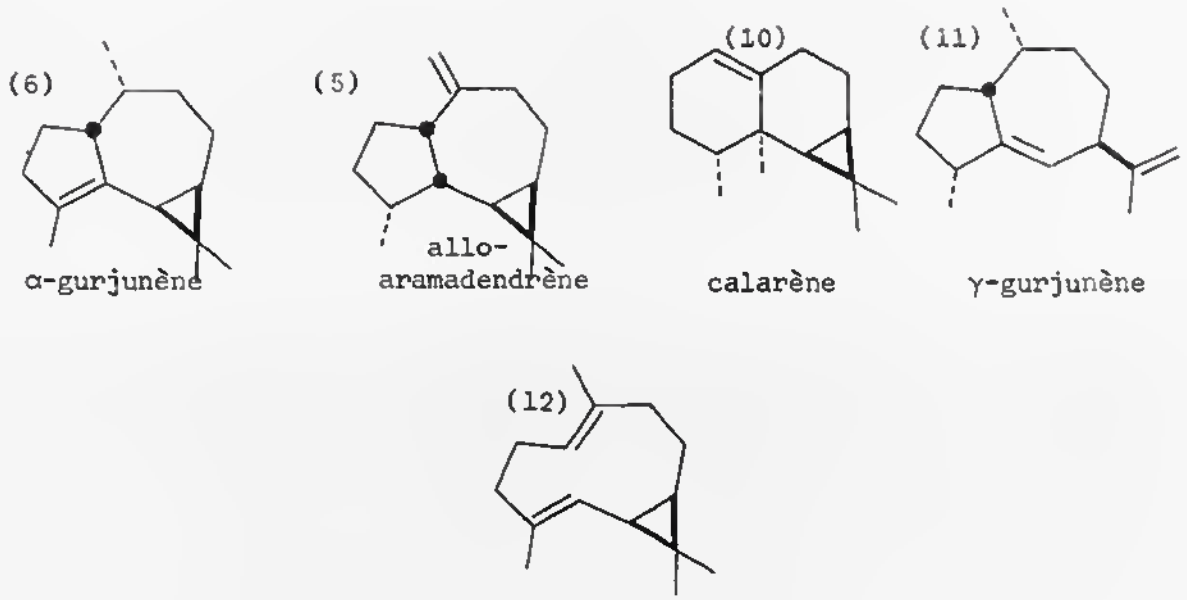
Dans le genre *Dipterocarpus*, homogène du point de vue des triterpènes, Diaz *et al.* (1966a) ont distingué 6 groupes d'espèces d'après la composition en *sesquiterpènes* de leurs oléo-résines.

En fait, avec le recul du temps, on peut sans doute se contenter de distinguer 3 groupes nets : *Un premier groupe* [2] (le groupe I de Diaz *et al.*), est caractérisé par la prédominance de l'α-gurjunène (6), accompagné par trois isomères de structure très proche, l'allo-aromadendrène (5), le calarène (10) et le γ-gurjunène (11) (Palmade, 1959 ; Erret et Ourisson, 1969). Cette famille de sesquiterpènes est homogène en ce sens que ces 4 substances découlent d'un précurseur biogénétique commun (12).

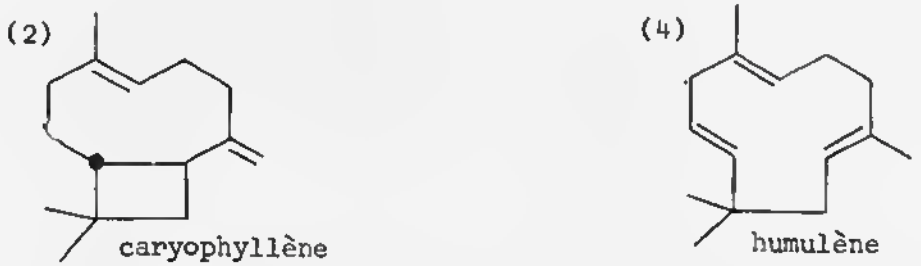
1. Un problème lié à ces fortes teneurs me paraît digne d'intérêt : comment de telles résines peuvent-elles subsister sous forme *liquide* dans les canaux sécréteurs, mais cristalliser ensuite largement. La technologie traditionnelle de récolte du gurjun dans un « bénitier », permettant la décantation de l'huile et du « sable » (diptérocarpol cristallisé !) en est une démonstration frappante.

2. *D. alatus, baudii, cornutus, dyeri, fagineus, humeratus, intricatus, jourdainii, sublamellatus.*

Source : MNHN, Paris



Un second groupe[1] (le groupe IV de Bisset *et al.*), contient lui-aussi des sesquiterpènes intimement liés par leur biosynthèse et(d'ailleurs toujours retrouvés ensemble) : le caryophyllène (2) et l'humulène (4).



Les autres espèces étudiées comprennent des mélanges plus complexes et forment un *troisième groupe*, dans lequel les subdivisions proposées par Bisset *et al.* (1966) peuvent correspondre à des groupements taxonomiques sub-génériques.

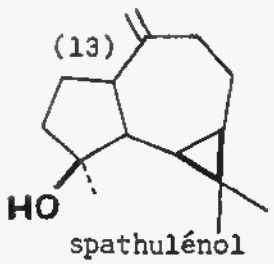
La grande division sub-générique indiquée ci-dessus, et dont nous verrons l'importanee pratique, ne semble pas coïncider avec une division taxonomique proposée antérieurement sur des bases morphologiques.

Dans le genre *Shorea* (Bisset *et al.*, 1971), c'est également par les sesquiterpènes qu'est possible une division sub-générique, mais ici elle semble correspondre aux divisions admises sur des bases morphologiques : le sous-genre *Antoshorea* est en effet caractérisé, dans 10 espèces, par l'absence de sesquiterpènes oxygénés tels que le spathulénol (13) présents dans les trois autres sous-genres *Shorea*. et absents dans le reste de la famille[2].

1. *Dipterocarpus appendiculatus, concavus, confertus, costatus, geniculatus, glandulosus, gracilis, hasseltii, indicus, nudus, oblongifolius, pilosus, rigidus, stellatus, trinervis.*

2. Outre la spathulénol, ont été isolés dans les *Anthoshorea* une série de nouveaux sesquiterpènes, les *Kawangénols*, dont la structure n'a pu être établie avec certitude (Chavanel, 1972).

Source : MNHN, Paris



spathulénol

Niveau spécifique.

Comme dans toutes les études chimio-taxonomiques, aucun argument n'aurait la moindre valeur si la variabilité était la règle au sein d'une espèce. Des causes multiples de variabilité de composition des polyterpènes existent : variations saisonnières, existence de sous-espèces, de races chimiques avec ou sans ségrégation géographique, de mutants aléatoires, etc.

Dans quelques cas, il a été possible de vérifier sur des sécrétions de *Dipterocarpus* ou de *Shorea* de la même espèce, provenant de régions éloignées ou récoltés à des époques différentes, que les variations de composition étaient faibles, ou insignifiantes.

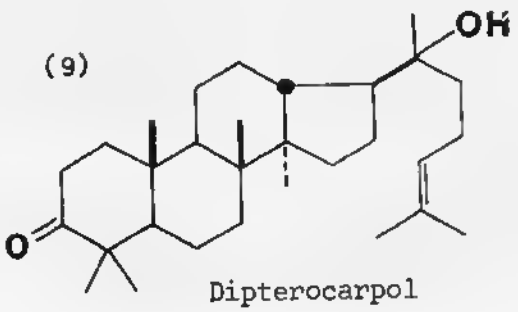
Application pratique des résultats chimio-taxonomiques.

Aucune incidence pratique importante des résultats résumés ci-dessus n'a encore été vraiment obtenue. Il semble cependant utile de mentionner ici un exemple d'application pratique *presque* réussie de ces données.

Les « baumes de gurjun » commerciaux sont des mélanges des fractions liquides des sécrétions de *Dipterocarpus* d'une région déterminée. Ils comprennent *tous* les sesquiterpènes mentionnés ci-dessus (et quelques autres), et sont par conséquent beaucoup trop complexes pour pouvoir servir à l'isolement de l'un ou de l'autre de ces produits. Les baumes de gurjun ont donc une valeur commerciale très faible : ce sont essentiellement des diluants, utilisés pour diminuer le prix d'essences plus chères.

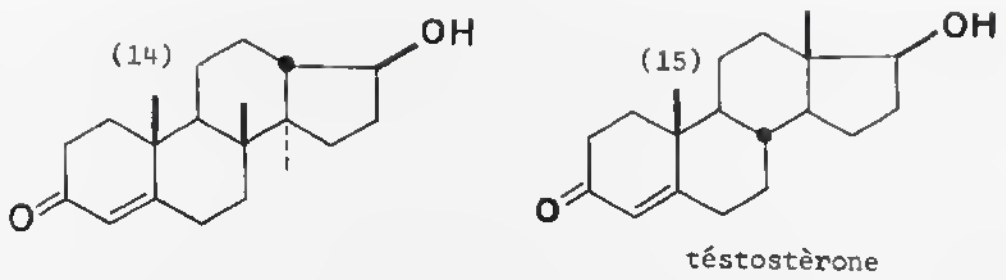
Or, certains de ces constituants, comme le caryophyllène, ont au contraire une valeur marchande plus élevée, justifiée par leur utilisation comme matière première de parfumerie. Il est évident que la récolte *sélectionnée* des baumes de gurjun d'espèces d'un même groupe (le premier groupe de *Dipterocarpus* p. ex.) conduirait à un produit d'une valeur marchande et industrielle incomparablement plus noble que ce n'est le cas pour le mélange tout-venant. Une telle récolte sélectionnée avait été organisée au Cambodge par une importante société grassoise. Elle a été interrompue par la guerre. On peut espérer que la paix revenue dans le Sud-Est asiatique permettra une résurrection de ce projet.

On peut également mentionner un autre projet avorté : le diptérocarpol (9), présent en énormes quantités dans *tous* les *Dipterocarpus*, et cristallisant spontanément des oléo-résines récoltées, pour-



Dipterocarpol

Source : MNHN, Paris



téstostèrone

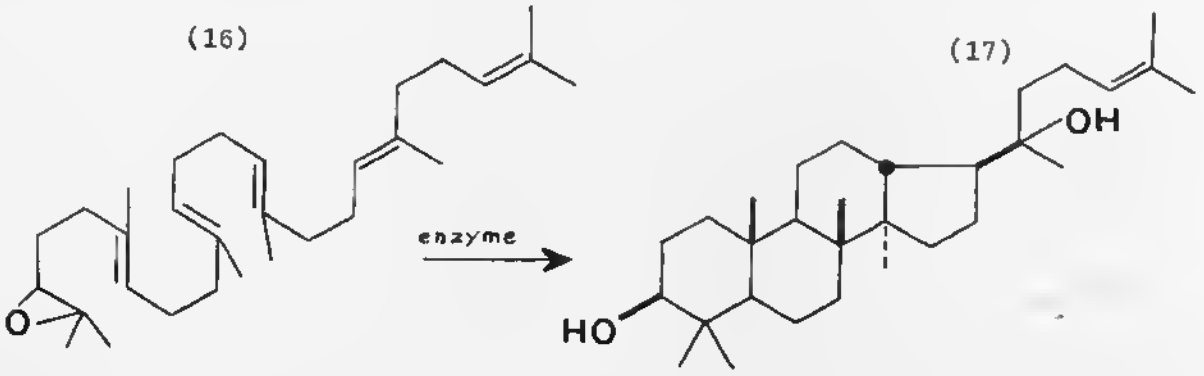
rait être le triterpène le plus aisé à obtenir en grandes quantités, si une utilisation pouvait en être trouvée. Or, sa structure est relativement proche de celle des stérols, et ceci a conduit à sa dégradation en l'analogue (14) de la testostérone (15) (Crabbé *et al.*, 1958). Malheureusement, cet analogue est inactif, ce qui n'implique pas d'ailleurs que les analogues comparables d'autres hormones (progestérone, hormones corticoïdes, etc.) soient eux-aussi inactifs.

Considérations générales.

Dans la famille des Diptérocarpacées, un très grand nombre de produits naturels complexes ont été isolés. Outre ceux qui ont été envisagés ci-dessus il y aurait à en citer une vingtaine d'autres, décrits dans les références mentionnées en fin d'article. Une énorme variabilité existe donc, ordonnée par les résultats chimio-taxonomiques mentionnés ci-dessus.

En fait, comme nous l'avons signalé plus haut à propos des sesquiterpènes de *Dipterocarpus*, une régularité encore plus grande apparaît si l'on considère, non les structures individuelles mais les processus biosynthétiques menant à ces structures.

Ainsi, le *même* processus biosynthétique conduit de l'époxyde de squalène (16) au dammarènediol (17), substance-mère de *tous* les dérivés du dammarane (1) présents, sous une forme ou sous une autre, dans toutes les espèces de Diptérocarpoïdées.



La présence constante d'un squelette traduit donc la mise en jeu constante d'un processus enzymatique commun ; la variabilité des structures traduit, elle, l'existence, dans tel ou tel taxon, de systèmes enzymatiques supplémentaires, responsables des « fioritures moléculaires » observées.

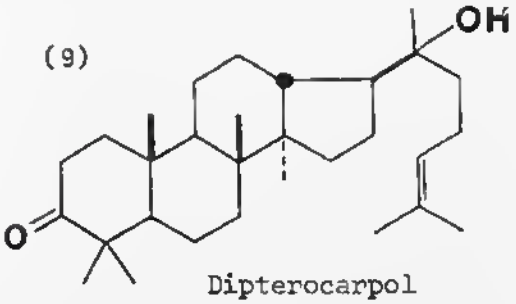
L'accumulation des triterpènes traduit en outre la production abondante de leur précurseur, l'époxyde de squalène (16), permettant ainsi sa transformation.

Source : MNHN, Paris

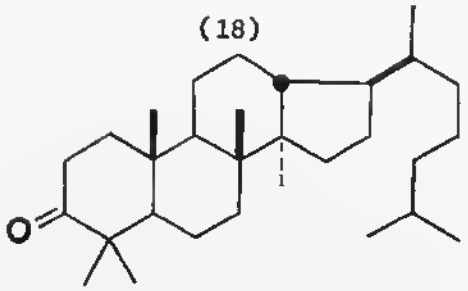
Or, cette substance est présente (*en traces*) dans toutes les cellules végétales : c'est le précurseur universel des stérols, constituants essentiels des membranes.

L'accumulation du diptérocarpol dans *Dipterocarpus* peut donc être interprétée comme traduisant d'une part un emballement de la production normale de l'époxyde de squalène, et d'autre part l'existence dans ce genre d'un système enzymatique spécifique assurant la cyclisation (16) → (17) (et non l'une des nombreuses autres cyclisations possibles), et la transformation (17) → (9) (une oxydation d'alcool en cétone).

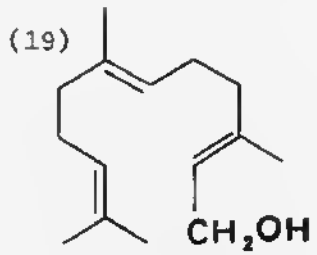
On retrouve là un caractère commun à tous les produits secondaires à structure complexe présents dans certains taxa et non dans les autres : ce sont les produits d'un métabolisme normal et constant, mais trop actif, et suivi d'une série de modifications structurales mineures, sans signification physiologique. Que l'une de ces séquences soit fixée génétiquement dans un taxon, et que les conséquences écologiques en soient assez positives pour assurer le maintien du caractère, ne diminue en rien la possibilité d'une variabilité : les *Dipterocarpus* seraient tout aussi viables s'ils ne contenaient pas le diptérocarpol (9), mais, par exemple, son dérivé hydrogéné (18), qui a pratiquement les mêmes propriétés, et pourrait être obtenu par une opération enzymatique existant dans *tous* les tissus végétaux, au cours de la biosynthèse des stérols.



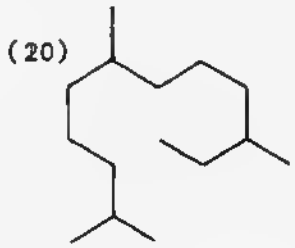
Dipterocarpol



De même, les sesquiterpènes découlent tous de modifications enzymatiques du farnésol (19) ; les divers groupes de sesquiterpènes accumulés dans les résines de Diptérocarpoïdées traduisent donc d'une part la diversité (limitée) des systèmes enzymatiques opérant sur le farnésol [1] dans cette famille,



farnésol



farnesane

et d'autre part l'emballement de la production de farnésol ; cette substance est elle aussi un constituant (en traces) de *toutes* les cellules végétales puisque c'est le précurseur du squalène, des caroténoïdes, du phytol, etc...

Il me semble important de noter que c'est au niveau des *sécrétions* que l'on trouve une variabilité dans les Diptérocarpacées. C'est qu'en effet, comme pour les constituants des latex des Euphor-

1. Le plus simple dérivé du farnésol, le farnésane (20), a été isolé d'un *Dipterocarpus* (Diaz *et al.*, 1966a).

Source : MNHN, Paris

biacées (Anton, 1974), une modification structurale des constituants d'une oléorésine, conservant *en gros* les caractéristiques physiques (comme la solubilité, la viscosité) ou chimiques (comme le durcissement de l'air, etc.), une telle modification structurale peut rester parfaitement compatible avec le maintien de la *fonction*, quelle qu'elle soit, du système sécréteur. Il est probable qu'une telle fonction est plus écologique que physiologique.

De la même façon, c'est au niveau des détails non physiologiques mais, au mieux, écologiques, que peut apparaître la diversité morphologique qui est à la base des taxonomies classiques : les épines des Euphorbiacées — la taille et la forme des feuilles ou des ailes des graines des Diptérocarpacées, etc... — c'est à ce niveau que se place la variabilité spécifique ou générique. Ceci est évident sur le plan morphologique ; il n'est pas étonnant sans doute de le retrouver sur le plan chimique : une fioriture, qu'elle soit anatomique ou moléculaire !

RÉFÉRENCES

Les références indiquées ci-dessous comprennent, outre celles qui sont citées dans le texte précédent, les travaux les plus importants sur les constituants chimiques des Diptérocarpacées, même lorsqu'ils n'ont pas été étudiés dans une optique taxonomique.

Anton R., 1974. — Études chimio-taxonomiques dans le genre *Euphorbia*, Thèse de Doctorat ès Sciences, Strasbourg.

Bandaranayake W. M., Karunanayake S., Sotheeswaran S., Sultanbawa M. U. S. et Balasubhamaniam S., 1977. — Triterpenoid Taxonomic markers for *Stemonoporus* and other genera of the Dipterocarpaceae, *Phytochemistry*, **16**, 699-701. (6 esp. de *Stemonoporus*, bois et écorce, triterpènes ; résumé sur la chimiotaxonomie des Diptérocarpacées).

Bisset N. G., Diaz M. A., Ehret C., Ourisson G., Palmade M., Patil F., Pesnelle P. et Streith J., 1966. — Constituants du genre *Dipterocarpus* Goertn. f. ; essai de classification chimio-taxonomique, *Phytochemistry*, **5**, 865-880. (42 esp. de *Dipterocarpus*, sesqui- et triterpènes).

Bisset N. G., Diaz-Parra M. A., Ehret C. et Ourisson G., 1967. — Constituants des genres *Anisoptera* Korth., *Cotylelobium* Pierre, *Dryobalanops*, Goertn. f. et *Upuna* Sym., *Phytochemistry*, **6**, 1395-1405. (10 esp. d'*Anisoptera*, 3 esp. de *Cotylelobium*, 3 esp. de *Dryobalanops*, 1 esp. d'*Upuna*, sesqui- et triterpènes ; revue sur la famille des Diptérocarpacées).

Bisset N. G., Chavanel V., Lantz J. P. et Wolff R. E., 1971. — Constituants sesquiterpéniques et triterpéniques des résines du genre *Shorea*, *Phytochemistry*, **10**, 2451-2463.

Chavanel V., 1972. — Structure du Kawangénol C, alcool sesquiterpénique. Étude chimiotaxonomique du genre *Shorea* (Diptérocarpacées). Thèse de Doctorat ès Sciences, Strasbourg.

Cheung H. T. et Feng M. C., 1968a. — Constituents of Dipterocarpaceae resins. Part I : Triterpene acids of *Dryobalanops aromatica*, *J. Chem. Soc.* (C), 1047-1051. (7 acides triterpéniques).

Cheung H. T., 1968b. — Constituents of Dipterocarpaceae resins. Part II : Structure of Dryobalanone of *Dryobalanops aromatica*, *J. Chem. Soc.* (C), 2686-2689. (Dérivé hydroxylé du diptérocarpol ; autres dérivés dammaraniques).

Cheung H. T. et Wong C. S., 1972. — Constituents of Dipterocarpaceae resins. Part III : Structures of Triterpenes from *Dryobalonops aromatica*, *Phytochemistry*, **11**, 1771-1780 (Triterpènes dammaraniques et pentacycliques. Relations biogénétiques des 16 triterpènes isolés de cette résine)

Cheung H. T. et Yan T. C., 1972. — Constituents of Dipterocarpaceae resins. Part IV : Triterpenes of *Shorea acuminata* and *S. resino-nigra*, *Aust. J. Chem.*, **25**, 2003-2012 (Triterpènes non-dammariques. Résine d'origine non précisée).

Crabbe P., Ourisson G. et Takahashi T., 1958. — *Tetrahedron*, **3**, 279-302.

Diaz M. A., Ourisson G. et Bisset N. G., 1966a. — Études chimio-taxonomiques dans la famille des Diptérocarpacées. I : Introduction générale. Constituants du genre Doona Thw. *Phytochemistry*, **5**, 855-863.

Diaz M. A., Ehret C., Ourisson G., Palmade M., Patil F., Pesnelle P. et Streith J., 1966b. — Constituants des résines de *Dipterocarpus* viêt-namiens, *Vietnom. Chim. Acta*, 79-85 (sesquiterpènes, triterpènes, 42 exp. de *Dipterocarpus*, dont 7 viêt-namiens, utilisations éventuelles ; mise au point).

Source : MNHN, Paris

Ehret C. et Ourisson G., 1969. — Le γ-gurjunène, structure et configuration, *Tetrahedron*, **25**, 1785-1799 (sesquiterpènes, *Dipterocarpus*).

Hegnauer R., 1966. — *Chemotaxonomie der Pflanzen*, Birkhaüser Verlag, Bâle, vol. 4, p. 31-40 (mise au point critique, réfs. aux autres classes de constituants chimiques des Diptérocarpacées).

Hirose Y., Yanagawa T., Sayama Y., Igarashi T. et Nakatsuka T., 1968. — On the Triterpenes in the wood of Kapur (*Dryobalanops* sp.), *J. Japan Wood Res. Soc.*, 36-39.

Hirose Y., Yanagawa T. et Nakatsuka T., 1968b. — The structures of new triterpenes from the Wood Kapur (*Dryobalanops* sp.), *J. Japan Wood Res. Soc.*, 59.

Mills J. S., 1956. — The Constitution of the Neutral, Tetracyclic Triterpenes of Dammar Resin, *J. Chem. Soc.* 2196-2202. (Triterpènes, structures, *Hopea micrantha* Hook).

Mills J. S. et Werner A. E. A., 1955. — The Chemistry of Dammar Resin. *J. Chem. Soc.*, 3132-3140. (Triterpènes, isolement, *Hopea* ?).

Palmade M., Pesnelle P., Streith J. et Ourisson G., 1963. — L'α-gurjunène. I. Structure et stéréochimie. *Bull. Soc. Chim.*, 1950-1960.

Pesnelle P., 1963. — Travaux non publiés.

Yanagawa T., Hirose Y. et Nakatsuka T., 1968. — The structures of New Triterpenes from the Wood of Kapur (*Dryobalanops* sp.), *J. Japan Wood Res. Soc.*, 440.

NOTE AJOUTÉE LE 14.11.1977

Un mémoire récent [1], consacré essentiellement à *Pakaraimaea dipterocarpacea*, comprend une section de Phytochimie comparative où sont mentionnés des résultats obtenus sur les polyterpénoïdes de cette espèce et de deux espèces de *Monotes*. Les résultats annoncés seraient très intéressants : les auteurs concluent en effet à la présence dans ces trois espèces de diptérocarpol, et à l'analogie structurale des autres constituants avec ceux qui ont été décrits dans les Diptérocarpoïdées. Malheureusement, les conclusions des auteurs sont fondées sur des affirmations sans justification expérimentale permettant de les accepter sur la base de cette publication. Il sera nécessaire d'attendre confirmation ou infirmation de ces résultats avant de pouvoir en tenir compte.

Incidemment, cette section de Phytochimie permet d'illustrer un point important de pratique éditoriale. En effet, il est évident qu'aucune revue de chimie ou de phytochimie n'aurait accepté de publier des résultats aussi importants par leurs conséquences, mais aussi sommairement justifiés : l'acceptabilité de résultats chimiques par ces revues exige le respect de critères plus stricts. Réciproquement, il est à craindre que ces revues n'acceptent des conclusions d'ordre taxonomique mal fondées, ne répondant pas aux critères minimaux de sérieux exigés par les systématiciens.

RÉPONSE DE D. E. GIANNASI * ET K. J. NIKLAS **

We, too, were quite surprised to find triterpenoids and sesquiterpenoids in both species of *Monotes*, considering Ourisson's footnote on the absence of such compounds in *M. kerstingii*. Indeed, we were hoping that these compounds would be absent (as are resin canals in both *Monotes* and *Pakaraimaea*). This would provide a good " negative " character to consolidate the position of *Monotes*

1. Maguire (B.), Ashton (P. S.), de Zeeuw (C.), Giannasi (D. E.) et Niklas (K. J.) (1977). Pakaraimoideae, Dipterocarpaceae of the Western Hemisphere, *Taxon*, **26**, 341-385.

* Caspary Botanist and Administrator, Harding Research Laboratory, New York Botanical Garden.

** Associate Curator, Adjunct Professor, CUNY, New-York Botanical Garden.

Source : MNHN, Paris

and *Pakaraimaea* as a separate family, rather than as a sub-family in the Dipterocarpaceae, as was done. However, initial positive Lieberman-Burchard tests on *Pakaraimaea* and *Monotes* done by Dr. Giannasi, prompted further analysis by Dr. Niklas, who confirmed the presence of terpenoids in *Pakaraimaea* in significant quantities, and *Monotes* in very low concentrations.

As to our specific terpenoid data, it is indeed preliminary, and we clearly so stated (Maguire et al., *Taxon*, 26/4 : 380, 1977). A little controversy should stimulate serious students of the Dipterocarpaceae to study *Monotes* in more detail and, hopefully, *Marquesia* as well. We were preparing duplicates of our spectral data for Prof. Ourisson ; however, it is a regrettable circumstance that Prof. Ourisson's letter to us requesting these data was sent the same day as his criticism's publication within the volume. We feel that this situation can now only be resolved by a study of our original material within an independent laboratory and we have given an address to Mme G. Maury whereby wood samples may be procured.

As to Prof. Ourisson's not finding terpenoids in *M. kerstingii*, most researchers are probably aware that there are a dozen or more species of *Monotes*. A single sample hardly represents a comprehensive survey of the genus, nor would we make a similar claim based on the two species we examined. We think the criticism as to the adequacy of our chemotaxonomic sampling procedures and the negative claim for *M. kerstingii* implied in Ourisson's footnote, ought to be a reciprocal state.

A recent article by Bandaranayake et al. (*Phytochemistry* 14 : 2043, 1975) indicates that in various species of *Dipterocarpaceae*, terpenoids found in the resins are also found in quantity in wood and bark. This suggests that the presence of resins is not a requirement for the presence of terpenoids in the *Dipterocarpaceae*. Their data also indicate that some compounds found in the bark and wood (e.g. betulinic acid) are not found in the resins. We would expect alterations in past work should bark and wood samples be re-examined.

Finally, it should be noted that in our article, the terpenoids in *Monotes* occur in very low quantities. This quantitative difference may, in part, suggest why *M. kerstingii* would give a " negative " result, depending on quantities of material extracted for analysis.

We suspect that the type of unequivocal satisfaction sought is probably best obtained from a comprehensive survey of all species (and tissues) of *Monotes* and *Marquesia* by another laboratory.

Source : MNHN, Paris

BARK MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF THE DIPTEROCARPACEAE

T. C. Whitmore *.

Résumé — L'écorce de 103 espèces et 7 genres de Dipterocarpacées de Malaisie a été examinée. Sept *Bark Types* principaux se présentent. Ce sont des catégories générales qui comprennent plusieurs *Bark Manifestations* légèrement différentes. L'écorce fournit l'information taxonomique qui supporte généralement l'étude classique de Symington. Plusieurs des problèmes de taxonomie que Symington n'a pas résolus sont discutés, et quelques problèmes qui relèvent de la morphologie de l'écorce sont décrits. Les résultats de ces recherches ont été publiés ailleurs (Whitmore 1962 a, b, 1963 b), ainsi qu'une extension montrant que des structures comparables existent dans l'écorce des Fagacées Britanniques (Whitmore, 1963a).

Summary — Bark of 103 species of 7 genera of Malaysian Dipterocarpaceae was examined. Seven main Bark Types occur. These are general categories consisting of a number of slightly different Bark Manifestations. Bark provides taxonomic information which in general supports the findings of Symington's classic study. Comment is made on some of the taxonomic problems Symington left unsolved, and a few which are raised by bark morphology are described. The results of these investigations have been published elsewhere (Whitmore, 1962a, b, 1963b) and also an extension showing that the same bark structures occur in British Fragaceae (Whitmore, 1963a).

REFERENCES

Whitmore T. C., 1962a. — Studies in systematic bark morphology. I. Bark morphology in Dipterocarpaceae. *New Phytol.*, 61 : 191-207.

Whitmore T. C., 1962b. — *Ibid.* II. General features of bark construction in Dipterocarpaceae. *Loc. cit.*, 208 : 20.

Whitmore T. C., 1963a. — *Ibid.* IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut. *New Phytol.*, 62 : 161-9.

Whitmore T. C., 1963b. — *Ibid.* III. Bark taxonomy in Dipterocarpaceae. *Gdns.' Bull. Singapore*, 19 : 321-71.

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

PROBLEMATIC TAXA IN THE DIPTEROCARPACEAE. THEIR ANATOMY AND TAXONOMY

N. Parameswaran and H. Gottwald *.

Résumé — Quelques taxons de *Dipterocarpaceae* qui posent des problèmes de classification sont traités sur le plan taxonomique et anatomique. La réduction de *Balanocarpus brevipetiolaris* à *Hopea brevipetiolaris* n'est pas bien confirmée par l'anatomie du bois. Le nouveau transfert de *Doona* à *Shorea* est bien fondé du point de vue anatomique à l'exception de *D. congestiflora*. *Pentacme* semble être un genre à part du point de vue taxonomique et anatomique ; le genre *Parashorea* montre de telles affinités avec *Shorea* qu'il pourrait en être un synonyme. Le grand groupe de *Shorea* pose des problèmes ; une classification exacte n'est pas possible, la classification de Meijer en sous-genres est largement confirmée par l'anatomie. La réduction de *Stemonoporus lewisionus* à *Cotylelobium lewisianum* est acceptée par l'anatomie du bois. Le rétablissement du genre *Vateriopsis* pour *Vateria seychellarum* est pleinement en accord avec l'anatomie du bois. *Upuna* constitue un genre propre d'après l'anatomie du bois et de l'écorce. Une courte revue des diverses inter-relations entre les taxons, basée sur l'article de 1966, est donnée.

Summary — The paper discusses some of the problematical taxa in the *Dipterocarpaceae* with regard to their taxonomy and anatomy. The reduction of *Balanocarpus brevipetiolaris* to *Hopea brevipetiolaris* is not fully supported by wood anatomy. The new transfer of *Doona* to *Shorea* is well founded from the point of view of anatomy, except for *D. congestiflora*. Whereas the genus *Parashorea* shows affinities to *Shorea*, and would eventually become a synonym, *Pentacme* appears both taxonomically and anatomically a distinct genus. The large group of *Shorea* poses problems, and an exact grouping is not possible ; the classification into subgenera by Meijer can anatomically be supported to a large extent. The reduction of *Stemonoporus lewisionus* to *Cotylelobium lewisianum* finds support in wood anatomy. The erection of *Vateriopsis* for *Vateria seychellarum* is fully in agreement with wood anatomical evidence. *Upuno* constitutes a distinct genus both wood and bark anatomically. A short summary of the diverse interrelationships between the taxa is given, as conceived in 1966.

The family Dipterocarpaceae is characterized by wood anatomical features, establishing distinct boundaries to other families, and by the often indistinct delimitations between the various genera (Gottwald and Parameswaran 1966a). Thus several genera and species of this family pose problems both taxonomically and anatomically. In the following, some of these taxa are discussed with respect to their taxonomy as well as wood and bark anatomy.

I. PROBLEMATIC CASES

1. — Balanocarpus

In his taxonomic treatment Bole (1951) refers to the affinity between *Balanocarpus erosa* Bedd. and *B. heimii* King and disagrees with Foxworthy (1946), who is inclined to reduce *B. erosa*

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

to *Hopea*. Bole reduced *B. utilis* Bedd. to *Hopea utilis* (Bedd.) Bole. Ashton (1963, 1972) transferred *Balanocarpus brevipetiolaris* Alston to *Hopea brevipetiolaris* (Thw.) Ashton. As regards the wood anatomy of this taxon there appears to be a disparity in its placement in *Hopea* for the following : the apotracheal parenchyma is present as a terminal band and SiO_2 particles occur in ray cells, features which are constantly missing in the genus *Hopea*. Also the resin canals are in total more sparsely distributed than in *Hopea*. The silica particles have a very great taxonomic significance in the family *Dipterocarpaceae*, because of their consistency of occurrence in taxa, delimitable from those where they are absent. Thus the new position of *B. brevipetiolaris* appears worth a reconsideration. In this connection it is interesting to mention that a former placement of this species in *Shorea* has been done by Thwaites, although lack of fruit wings and stylopodium speaks against it (cf. Gottwald and Parameswaran, 1966a).

The other still existent species *B. heimii*, with oblong anthers and short appendages, has been considered by Ashton (1963) not to represent the original genus *Balanocarpus* (oval anthers, and filiform appendages) *sensu* Beddome. *Balanocarpus heimii* has a very characteristic wood anatomy : the medium vessel diameter combined with storeyed rays (Fig. 1) and absence of SiO_2 contribute to a special position of this taxon near to *Hopea ferrea* Laness. (Fig. 2 ; Gottwald and Parameswaran, 1966a). The revisions of van Slooten (1956) and Symington (1934, 1938) are of interest in this connection. A further indication as to the similarity between *B. heimii* and *Hopea* is given by Bate-Smith and Whitmore (1959) in the development of antho-cyanin compounds in leaves. Whitmore (1962) suggested likewise an affinity between the two taxa based on bark morphology.

2. — Doona

Wood anatomy of the genus *Doona*, endemic to Sri Lanka, has brought forth a very homogeneous picture, except for *D. congestiflora*. The typical characters for *Doona* are large pores (125-200 µm), paratracheal parenchyma, diffuse apotracheal parenchyma with a semi-storeyed arrangement, oxalate crystals in chambered parenchyma, heterogenous rays, resin canals in tangential bands. The heartwood shows a variation in colour from yellowish white to red. *D. congestiflora* constitutes an exception on this scene and is characterized by wide-lumened fibres with thin walls (2-3 µm), axial parenchyma of the paratracheal type without oxalate crystals, very low oven-dry weight. (0.4 g/cm³ in contrast to the remainder 0.7 — 1.1 g/cm³).

In a recent revision of this genus Ashton (1972) incorporates all the species as new combinations in the Section *Doonae* of the genus *Shorea*. In general, the wood anatomical characters speak for partial affinities to the subgenus *Shorea* in *Shorea*, to *Hopea*, *Parashorea* and *Pentacme*. These " flowing " transitions to *Hopea* and *Shorea* are better underlined by the fact that these two genera are the only taxa of *Shoreae* occurring in Sri Lanka. *Parashorea* and *Pentacme* are differentiated by the wood rays, fibre wall thickness and axial parenchyma distribution (cf. Gottwald and Parameswaran, 1966a).

Floral morphological features like the form of the connective and stylopodium of *Shorea* species resemble in many ways several taxa of *Doona*, in addition to the equal number of wings (5) in the fruit. *D. congestiflora*, mentioned above as differing from the remaining species, shows both macro- and microscopically a better relationship to *Rubroshorea* of *Shorea* and to the light woods of *Hopea* than to the other *Doona* species. Brandis (1895), who was familiar with all the species of *Doona*, mentions the occurrence of hairs on the pedicel of flowers in *D. congestiflora*, in contrast to their absence in the remaining species. Meijer (1972) and Ashton (1972) have placed this taxon in the genus *Shorea*, perhaps with justification.

3. — Parashorea and Pentacme

The two very closely related genera *Parashorea* and *Pentacme* possess in their wood anatomy very similar characteristic features like solitary and multiple vessels, both apotracheal and para-

Source : MNHN, Paris

tracheal parenchyma, calcium oxalate crystals in rays, resin canals in tangential rows, whereby certain deviations are present in *Pentacme suavis* (apotracheal parenchyma, thickwalled fibres and smaller intervascular pits).

Parashorea.

This genus shows a very homogeneous picture in its wood anatomy except for *P. aptera* and *smythiesii* and resembles to a great extent the genera *Shorea* and *Pentacme*. *P. aptera* possesses thick-walled fibres (6 µm) and a darker coloured heartwood. *P. smythiesii* is characterized by horizontal resin canals in rays (their occurrence in *Richetia* and in three species of *Rubroshorea* do not necessarily imply an affinity). In general this genus evinces affinities to the subgenera *Shorea* and *Rubroshorea* of *Shorea* than to the other two subgenera.

Pentacme.

This genus, in spite of consisting only 3 species, is all the same a heterogeneous group. *P. suavis* with its darker heartwood and rich parenchyma possesses affinities to subgenus *Shorea* of *Shorea* and to the heavier woods of *Hopea*. *P. contorta* and *P. mindanensis* evince in their lighter woods affinities to *Parashorea*.

The wood anatomy would support in total a combination of lighter coloured *Pentacme* species with the corresponding members of *Parashorea* as well as a combination of heavier woods of *Parashorea*, like *P. aptera* and *Pentacme*, like *P. suavis*, with the subgenus *Shorea* of *Shorea* and *Hopea*.

As regards bark anatomy of these two closely related genera, it is to be emphasized that the differences observed are very distinct, although the species analyzed for bark are rather still limited. Thus *Parashorea* is characterized by sieve elements with a thiek état-nacré wall layer leading almost to an occlusion of the lumen, by an extensive dilatation tissue produced by phloem rays with the large amounts of sclereids, numerous rhombic crystals of calcium oxalate, and thin-walled phellem cells. In contrast, *Pentacme* possesses thin-walled sieve elements with a poorly developed état-nacré wall layer, a poorly developed dilatation tissue with sparsely occurring sclereids, druse crystals, and phellem cells with a thickening of their inner tangential walls. Of particular interest in this genus is the extensive presence of mucilage cells in the non-functioning phloem region (Fig. 3). Certainly these differences in bark microscopy of the two genera have to be substantiated by further investigation of more taxa, before a taxonomic verdict can be passed upon (cf. Parameswaran in preparation).

4. — Shorea

The large genus *Shorea* has received much attention from systematists like Heim (1892), Brandis and Gilg (1895). Symington's attempt (1943) to classify the species into groups was taken up by Meijer in 1963, who erected the subgenera *Shorea*, *Anthoshorea*, *Richetia* and *Rubroshorea*. Ashton (1963) established in the same year nine sections, resulting partly by a further dissection of the so-called *Red Meranti* group. The wood and bark anatomical studies of several species of *Shorea* showed a good correlation with the classification of Meijer, so that his grouping could be characterized by more or less well-defined wood and bark anatomical features.

Richetia : horizontal resin canals in wood and bark rays, SiO_2 absent.

Anthoshorea : SiO_2 characteristically present in panrechyma.

Shorea : thick-walled fibres with a brownishcolored heartwood, yellowish deposits in ray cells.

Rubroshorea : red-coloured heartwood, red deposits in ray cells ; resin canals in rays absent, SiO_2 absent.

There are however a few problem species even within this system.

Thus *Shorea albida* normally allocated to the subgenus *Anthoshorea*, evinces typical wood anatomical features of *Rubroshorea*. Ashton (1963) has emphasized this too. Whitmore's (1962)

Source : MNHN, Paris

classification on the basis of bark morphology places this taxon in *Anthoshorea*. Similar results have been obtained from wood and bark anatomy for the species, *S. pinanga* (syn. : *S. compressa*), *S. balangeran*. *S. selanica*, which are to be regrouped from *Anthoshorea* to *Rabroshorea*.

In *Rubroshorea* the species *S. leprosula*, *S. ovata* and *S. teysmanniana* constitute an exception to the other species, which form a homogeneous subgenus ; they possess radial resin canals in rays, which are in general found only in the subgenus *Richetia*, even though the other features allocate them to *Rubroshorea*.

It has not been possible to find anatomical characters in wood and bark which would correspond to a further splitting of the *Red Meranti* group into 5 sections as conceived by Ashton (1963) — *Ovalis*, *Rubella*, *Mutica*, *Pachycarpa*, *Brachyptera*. However, it should be mentioned that the Section *Pachycarpa* Heim found a certain parallelism with wood anatomy (Gottwald und Parameswaran, 1966a).

In this connection it is of interest to mention the somewhat out-of-place position of *S. hemsleyana* and *S. macrantha* from the wood-anatomy point of view (continuation of vessel rims as protrusions, large axial resin canals, brown colour of wood). These features find a support in Desch (1941), who classified these two taxa separately into a subgroup in *Red Merantis* on account of their working properties. Symington (1933) also mentions a similarity of these two taxa. A taxonomic revision of the *Rubroshorea* in future should include these two species.

Subgenus *Shorea* : In the subgenus *Shorea* the species *S. montigena* possesses slightly differing features to the remainder : light-red colour of heartwood, low density (0.51 g/cm^3), the thin walls of fibres (3 µm) ; other taxa : 0.76 g/cm^3 and 7 µm. Van Slooten (1952) placed it in *Eushorea* on the basis of stamen number.

The genus *Shorea* poses in general problems when it comes to the identification of individual species. This is not only supported by taxonomy, but also by wood and bark anatomy. This has been explicitly shown for wood and bark of the so-called " Philippine Red Mahogany " timbers, comprising of *S. agsaboensis*, *S. negrosensis*, *S. polysperma* and *S. squamata* (Zamuco et al., 1964, Parameswaran and Zamuco, 1977). These species evince in general only very few quantitative differences ; the general construction of both bark and wood is rather remarkably without any qualitative variation. *S. polysperma* can eventually be distinguished on the basis of radially extended and grouped sclereids as well as due to the absence of a distinct dilatation tissue. Thus the bark and wood anatomy confirms the notion that the species of *Shorea* are rather to be grouped into subgenera or sections rather than to be identified and classified individually.

5. — Stemonoporus

The recent revision of *Stemonoporus* and *Monoporandra* from Sri Lanka by Ashton (1972) distinguished only the former genus, characterized by distinct anthers, linear, tapering and endporous, as well as by supra-axillary leaf buds.

Stemonoporus lewisianus Trim. ex Hook f. has been placed by him as a synonym in *Cotylelobium lewisianum* (Trim. ex Hook. f.) Ashton. This can be supported on the basis of solitary vessels, presence of SiO_2 in rays, weakly developed apotracheal parenchyma as well paratracheal parenchyma, absence of crystals, well-developed pits on thick-walled fibres. A further support is obtained on the basis of the number of primary resin canals (17) in this taxon, in contrast to over 30 in the other *Stemonoporus* species we studied (Gottwald and Parameswaran, 1966a).

6. — Vateria and Vateriopsis

The Asiatic species of *Vateria*, *V. copallifera*, *V. indica* and *V. macrocarpa* are characterized by vessels both solitary and in multiples, coalescent intervascular pitting, absence of silica, paratracheal parenchyma and thin fibre walls. In contrast to this the endemic species *V. seychellarum* from

Source : MNHN, Paris

the Mahé Island of the Seychelles group shows in its anatomy a wholly different group of features : viz. entirely solitary vessels, absence of coalescent pitting on vessel walls, abundant apotracheal and scanty paratracheal parenchyma, thick-walled fibres. DYER's (1877, 1878) original species was raised by HEIM (1892a, b) to the rank of a genus *Vateriopsis* (on the basis of general anatomy), because it possesses the following systematic features not shared by the Asiatic taxa : glabrous calyx, short appendage of the anthers, glabrous ovary, small non-reflexed fruiting calyx, peculiar conformation of the embryo. Later authors like BRANDIS (1895) and GILG (1925) have disregarded the validity of this new genus. On the basis of our present knowledge of the anatomy and systematics of the family a reconsideration of the status of this taxon is warranted, which would perhaps reinstate *Vateriopsis* Heim as a separate entity (GOTTWALD and PARAMESWARAN, 1966h).

7. — **Vatica** and **Upuna**

The genus *Vatica* with a large number of species is wood-anatomically characterized by medium-large solitary and partial multiple pores (120-150 µm), diffuse resin canals, thick-walled fibres and lack of SiO_2. This obligatory grouping of features shows an affinity to the genus *Upuna*. This latter genus possesses the following wood-anatomical characteristics : larger, solitary pores (160-200 µm), an extensively developed pitting of the bordered type on all the vertical walls of fibres (Fig. 4).

Compared with this the bark anatomy offers much more diagnostic features : *Vatica* species are again characterized by an extensive dilatation tissue, developing from the ray parenchyma as well as by the tangentially extended sclereids, sparse rhombic crystals, and thickening of the inner tangential walls of cork cells. Of special interest in this connection is the development of thin cellulosic septa in the sclerotic elements of *Vatica*. On the other hand *Upuna* possesses no ray dilatation and the sclereids are radially extended (Fig. 5). Further the cork cells are thin-walled all around and there is a pronounced occurrence of druses in the ray cells.

Thus the genus *Upuna* can also be very well separated from *Vatica* and *Vateria* due to the bark microscopic characters, which are very diagnostic (PARAMESWARAN and GOTTWALD in preparation).

II. — GENERAL REMARKS ON THE FAMILY

In the family *Dipterocarpaceae* very few wood characters are specific like :

— solitary and multiple vessels
— SiO_2 particles occurrence
— solitary resin canals
— resin canals in tangential rows
— fibres with distinct bordered pits.

The solitary vessel members is a constant feature in certain genera and tribes : *Monotes*, *Marquesia*, *Anisoptera*, *Dipterocarpus*, *Dryobalanops*, *Vatica* (p.o.), *Upuna*, *Cotylelobium*, *Stemonaporus*, *Vateriopsis*.

Grouped vessels occur in : *Shorea*, *Vateria*, *Hopea*, *Parashorea*, *Pentacme*, *Balanocarpus*.

Of particular diagnostic significance is the consistency in the occurrence of silica particles in this family, although other families like *Anacardiaceae*, *Burseraceae*, *Caesalpiniaceae*, *Sapotaceae* etc. also possess silica in their woods. Further one can establish a combination of features like solitary vessels, tracheidlike fibres, diffuse and solitary resin canals on the one hand and grouped vessels with tangentially arranged resin canals on the other.

The parenchyma cells of the axial and radial systems possess only a limited value in this context, except for the differentiation of the two large subgroups *Monotoideae* with strictly uniseriate rays and *Dipterocarpoideae* with both uni- and multiseriate rays.

Source : MNHN, Paris

III. — AFFINITIES BETWEEN TAXA

The diagram (Fig. 6) demonstrates the possibility of formation of three groups of taxa of different levels and a fourth group, very weakly related to the others. The first group corresponds to the Tribe *Shoreae* sensu Gilg. The construction shows only a weak bonding between the different subgenera of *Shorea* but high affinities of *Pentacme* and *Parashorea* to subgenus *Shorea* of *Shorea* as well as *Doona* and *B. heimii* to *Hopea* and *Shorea*. The second field connects the Tribes *Dryobalanopseae* and *Dipterocarpeae* with *Cotylelobium*. In the third field the Tribe *Vaticeae* (*Cotylelobium* exempted) is connected with the Tribe *Vatericae*. In spite of a close affinity between these groups, their connection is still unclear. *Upuna*, *Vateria seychellarum* and *Vatica*/*Vateria* are probably connected to each other in a simple manner. This corresponds to the tendency showed already by Heim (1892) in his classification. The field IV has in toto no direct connections to the other three fields. The recently described new genus *Pakaraimea*, as belonging to a new subfamily *Pakaraimoideae* in the *Dipterocarpaceae* (Maguire et al., 1977), would form a separate field V with loose structural relations only to the *Monotoideae* within the family.

REFERENCES

Ashton P. S., 1963. — Taxonomic notes on Bornean *Dipterocarpaceae*. *Gard. Bull.* (Singapour), **20** : 229-284.

Ashton P. S., 1972. — Precursor to a taxonomic revision of Ceylon *Dipterocarpaceae*. *Blumea*, **20** : 357-366.

Bate-Smith E. C. and T. C. Whitmore, 1959. — Chemistry and taxonomy in the *Dipterocarpaceae*. *Nature* (London), **184** : 795-796.

Bole P. V., 1951. — *Dioticarpus* Dunn and *Balanocarpus* Bedd. *Kew Bull.*, **2** : 145-146.

Brandis D., 1895. — An enumeration of the *Dipterocarpaceae*. *J. Linn. Soc. Bot.*, **31** : 1-148.

Desch H., 1941. — Dipterocarp timbers of the Malay Peninsula. *Malayan For. Rec.*, No. 14, 171 S.

Dyer W. T., 1877. — *In* J. G. Baker. Flora of Mauritius and the Seychells. London L. Reeve & Co., p. 526.

Dyer W. T., 1878. — On the *Dipterocarpaceae* of New Guinea, with remarks on some other species. *J. Bot.*, ser. 2, **7** : 98-103.

Foxworthy F. W., 1946. — Distribution of the *Dipterocarpaceae*. *J. Arnold Arbor.*, **27** : 347-354.

Gottwald H. and Parameswaran N., 1966a. — Das sekundäre Xylem der Familie *Dipterocarpaceae*. — Anatomische Untersuchungen zur Taxonomie und Phylogenie. *Bot. Jb.*, **85** : 410-508.

Gottwald H. and Parameswaran N., 1966b. — On the taxonomic status of *Vateria seychellarum* Dyer based on anatomical evidence. *Taxon*, **15** : 184-186.

Heim F., 1892a. — Sur un nouveau genre de Diptérocarpacées : *Vateriopsis seychellarum* Heim : *Vateria seychellarum* Dyer, in Baker (1). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **39** : 149-154.

Heim F., 1892b. — Recherches sur les Diptérocarpacées. *Thèse*, Paris.

Maguire B., Ashton P. S., Zeeuw C. de, Giannasi D. E., Niklas K. J., 1977. — *Pakaraimoideae*-*Dipterocarpaceae* of the Western Hemisphere. *Taxon*, **26** : 341-385.

Meijer W., 1972. — Field keys to genera and species of *Dipterocarpaceae* in Ceylon. *Sri Lanka Forester*, **11** : 58-63.

Parameswaran N. and Zamuco I. T. jr. (in press). — Microscopy of barks of some « Philippine Mahogany » trees. *Philipp. J. Sci.*

Slooten D. F. van, 1952. — Sertulum Dipterocarpacearum Malayensium. *V. Reinwardtia*, **2** : 1-68.

Slooten D. F. van, 1956. — Sertulum Dipterocarpacearum Malayensium. VI. *Reinwardtia*, **3** : 315-346.

Symington C. F., 1933. — Notes on Malayan *Dipterocarpaceae*. I. *Gard. Bull.* (Singapore), **7** : 129-159.

Source : MNHN, Paris

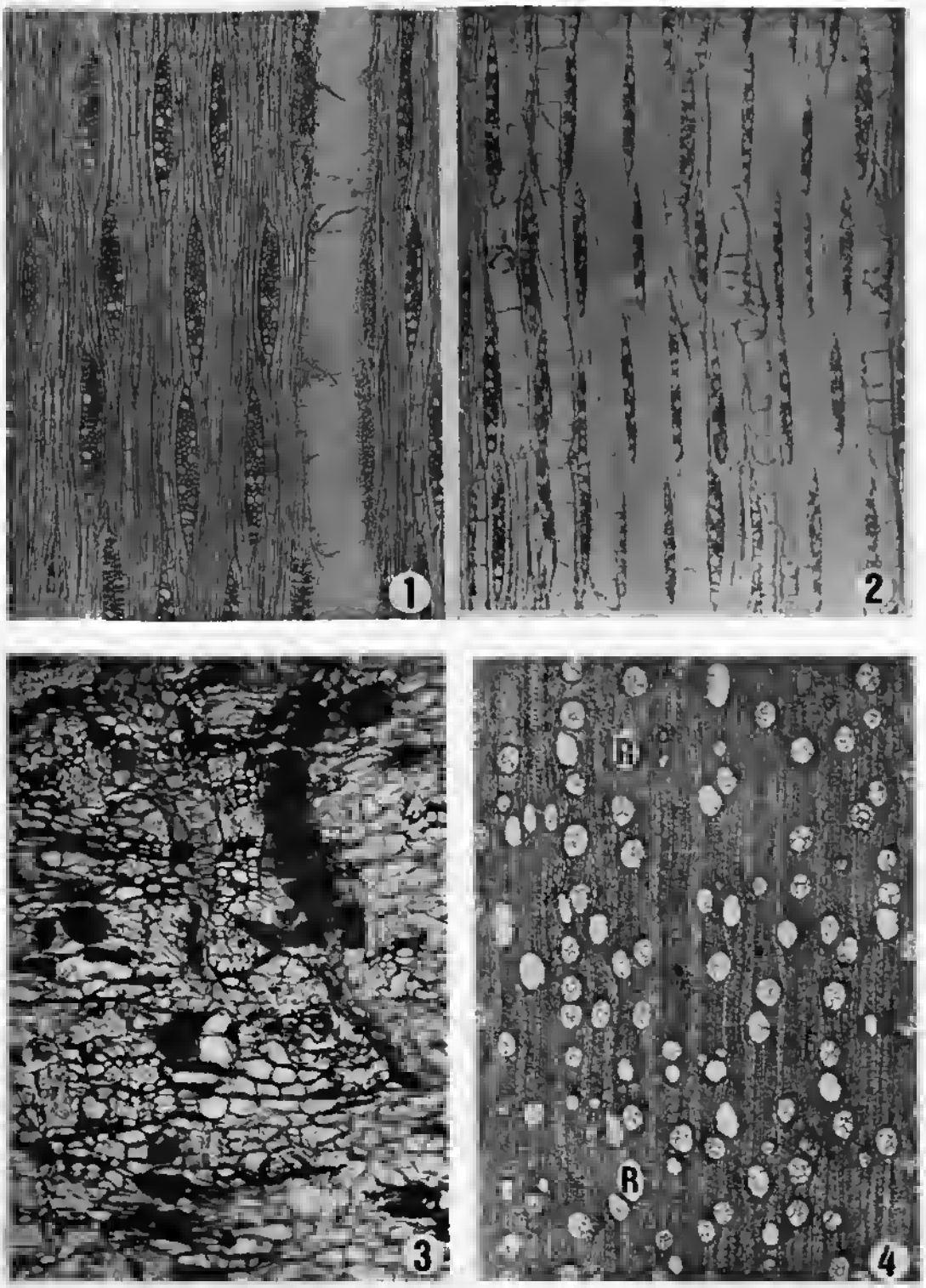


Fig. 1. — Tangential section of the wood of *Balanocarpus heimii* showing the storeyed arrangement of the multiseriate rays. 70 ×. — Fig. 2. — Tangential section of the wood of *Hopea ferrea* with storeyed arrangement of rays. 65 ×. — Fig. 3. — Cross section of the bark of *Pentacme contorta*. Darkly stained mucilage cells clearly visible; rays partly dilated. 180 ×. — Fig. 4. — Cross section of the wood of *Upuna borneensis* evincing solitary vessels with tyloses, thick-walled fibres and solitary resin canals (R). 20 ×.

Source : MNHN, Paris

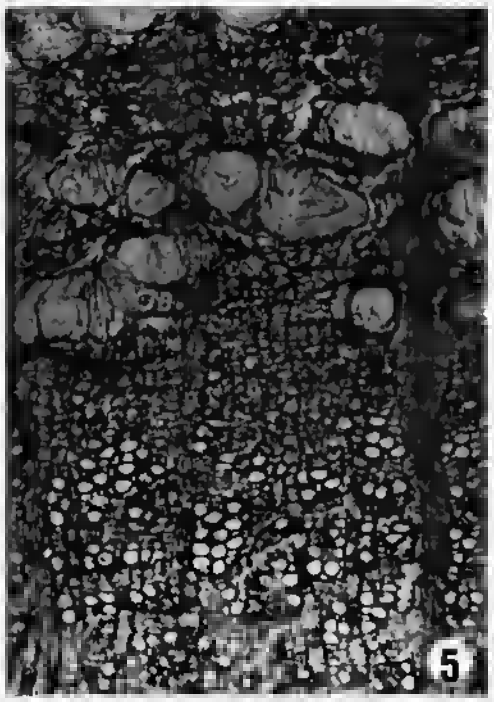


Fig. 6

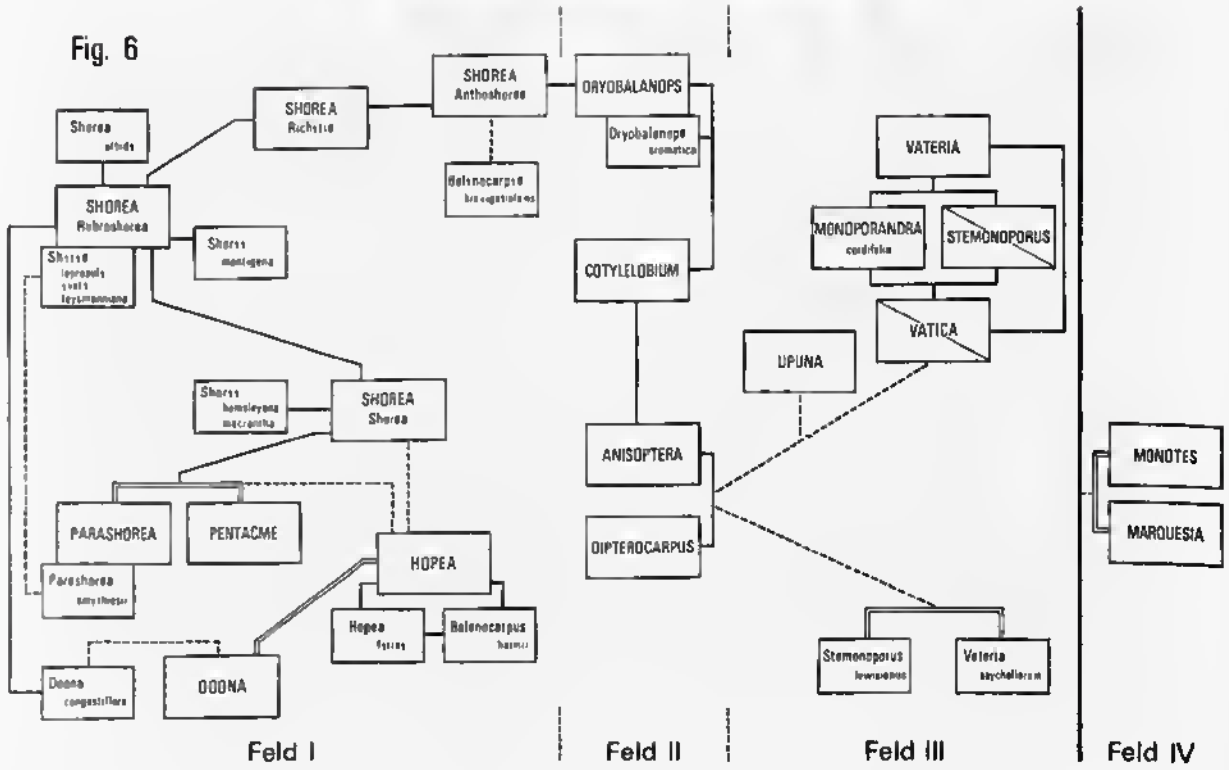


FIG. 5. — Cross section of the bark of *Upuna borneensis* exhibiting radially extended sclereids in the non-functional phloem. 70 ×. — FIG. 6. — Diagram showing positions of taxa in relation to each other (after GOTTWALD and PARAMESWARAN, 1966a).

Source : MNHN, Paris

Symington C. F., 1934. - Notes on Malayan *Dipterocarpaceae*. II. *Gard. Bull.* (Singapore), **8** : 1-40.

Symington C. F., 1938. — Notes on Malayan *Dipterocarpaceae*. IV. *Gard. Bull.* (Singapore), **9**. 319-354.

Symington C. F., 1943. Foresters' manual of Dipterocarps. *Malayan For. Rec.*, No. 16, 244 p. Kuala Lumpur.

Whitmore T. C., 1962. — Studies in systematic bark morphology. III. Bark taxonomy in *Dipterocarpaceae*. *Gard. Bull.* (Singapore), **19** : 321-371.

Zamuco I. T. jr., Vela B. C. de, Robillos Y. U., Meniado J. A., 1964. — Wood anatomy of Philippine red, mahogany and *Shorea teysmanniana*. *Forestry Leaves*, **15** : 75-82.

Source : MNHN, Paris

CLASSIFYING THE DIPTEROCARPACEAE : THE WOOD TECHNOLOGIST'S VIEW

J. D. Brazier *

Résumé — Le technologiste du bois a un rôle important à jouer dans une révision de la classification des Diptérocarpacées. Les caractères anatomiques sont utiles pour le regroupement des espèces ; les faits de valeur diagnostique sont décrits et leur signification taxonomique considérée pour quelques-uns des genres commercialement les plus importants. L'importance commerciale de la famille est soulignée (elle produit environ le quart du bois dur mondial). Il faut aussi souligner que lorsque des changements de statut générique ou de groupement d'espèces sont proposés, il convient de songer à leurs effets sur les classifications techniques des bois.

Summary — The wood technologist has an important role in a review of the classification of the Dipterocarpaceae. Anatomical features provide useful evidence for species grouping; features of diagnostic value are described and their taxonomic significance considered for some of the more important commercial genera. The commercial importance of the family is emphasised — it is estimated to produce about one-quarter of the world's hardwood — and in proposing changes in the status of genera or groups of species the consequential effect on the technical classification of the timbers must be borne in mind.

In reviewing the contribution and indeed the concern of the wood technologist in work to classify the *Dipterocarpaceae*, four aspects have been chosen for comment :

1. — the role of wood anatomy in taxonomic studies,
2. — a review of the anatomical features of diagnostic value, especially in the Dipterocarpaceae,
3. — what such features indicate concerning the classification of the family, and more especially, selected genera in the family,
4. — how the current botanical classification conforms with that used commercially.

The contribution of anatomy of taxonomy is aptly described by Metcalfe and Chalk (1950) as more likely to provide evidence concerning the inter-relationships of larger groups than in the interpretation of species and groups of lower rank. The secondary xylem is a " conservative " part of the plant ; it is not exposed directly to the elements and its structure does not alter significantly as other parts, such as the floral or leaf organs, undergo adaptive change. This is not to say that there is no ecological adaptation, which there certainly is, and brief reference to this is made in due course. However, this adaptation is within a fairly well defined spectrum of variation and not by the development of new structural features.

Thus, it follows that it is not, as a rule, possible to determine species from their secondary wood — indeed, as a general statement, it can be said that the unit of anatomical classification is the genus, though such a statement poses difficulties with the *Dipterocarpaceae* as will appear later. There is, too, often a close affinity between genera in their wood anatomy so that though, in many instances, they can be told apart, there is commonly a clear indication of family groupings. The wood anatomist

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

can often — and this is an ability he undoubtedly shares with specialists in other areas of plant study — examine a sample of wood and be fairly confident as to its family without being able to classify it further without careful comparative study. Such a judgment is rarely made on the basis of a single diagnostic feature, but most commonly on a combination of features which are unique to a botanical group.

However, the experienced anatomist recognises that wood alone does not provide a basis for plant classification though it can contribute very usefully to such a classification. Experience shows that where a classification cuts across groupings based on well-defined anatomical features, then the likelihood is that it needs reappraisal.

The role of wood anatomy in indicating lines of evolutionary development was demonstrated by Bailey and Tupper (1918) and their work applied by Frost (1930, 1931), Kribs (1935) and more recently reviewed and extended by Metcalfe and Chalk (1950). However, again, the wood anatomist recognises that though he may well be able to provide useful evidence, his is only a contribution to the whole which must be reviewed in deriving lines of evolutionary development.

So if this is the scope, what is the contribution that the anatomist can make in studies of the *Dipterocarpaceae* and what is the basis for that contribution ?

The *Dipterocarpaceae* is a family which, if *Marquesia* and *Monotes* are excluded, the experienced anatomist recognises readily by its wood, whether he is looking at its gross or its microstructure. There is a distinctive look to many dipterocarp timbers but most characteristically they have one unusual structural feature — axial intercellular canals (or more popularly resin or damar canals) which are present in all genera except *Marquesia* and *Monotes*. These canals are an unusual feature in wood and, though they occur in a few other genera most notably in a group within the *Caesalpiniaceae*, they can be regarded as a feature peculiar to the dipterocarps. They are a normal feature of the Asian dipterocarp genera and it is important to distinguish between such canals which are of normal occurrence and those which are a wound response. Traumatic canals are a common feature of the wood of many families and genera, for example the *Meliaceae* and *Eucalyptus*, groups in which normal canals do not occur.

The axial intercellular canals in the *Dipterocarpaceae* occur singly or in tangential (circumferential) series and their distribution is of diagnostic significance. They occur singly, scattered among the vessels, and are sometimes difficult to distinguish from the vessels in genera such as *Anisoptera* (Fig. 1), *Cotylelobium*, *Vatica* and *Upuna*. They occur in long tangential series and are then very readily distinguished in such genera as *Balanocarpus*, *Doona*, *Hopea*, *Parashorea*, *Pentacme* (Fig. 2) and *Shorea*. Finally, *Dipterocarpus* is of interest for it forms an intermediate stage between the two types, with canals which, variable in size between species, are sometimes solitary but can also occur in short tangential series (Fig. 3).

Resin canals can also occur horizontally in wood when they are associated with the rays. Though not such an unusual feature as axial canals, it is still far from common and a valuable taxonomic and diagnostic feature. In the *Dipterocarpaceae* horizontal canals are confined to a single group, the yellow meranti or section *Richetia* of *Shorea* (Fig. 4). So called horizontal canals occur in 3 species of the red meranti group of *Shorea*, *S. leprosula* (Fig. 5), *S. ovata* and *S. teysmanniana* and *Parashorea smythesii*. However, unlike the canals of schizogenous origin in the yellow merantis, in these 4 species they are of traumatic origin and, though of interest for diagnostic purpose, they are of little taxonomic significance.

Vessels when seen in cross section are variable in size between botanical groups but usually fairly consistent within a group or show a continuous range of size. Without exception they have simple perforations, but of more interest is the fact that in several genera, *Anisoptera*, *Dipterocarpus* (Fig. 3), *Dryobalanops*, *Cotylelobium* and *Upuna*, they are almost exclusively solitary and, in the other genera, the proportion of solitary vessels is usually light. Intervascular pitting is invariably vestured, mostly large but small in some species of *Hopea*. The vessel to ray pitting is characteristically large, often elongated (scalariform) and a striking development of tyloses is often an associated feature.

Parenchyma is typically paratracheal, that is associated with the vessels, but apotracheal parenchyma as isolated cells (Fig. 6), groups of cells or terminal lines, occurs in some genera. There

Source : MNHN, Paris

is a considerable variation in amounts of parenchyma, even within a species, so that amount as distinct from distribution of parenchyma is of little taxonomic or diagnostic value. There seems little doubt that the extent to which parenchyma is developed reflects conditions of growth ; this is shown for two samples of *Shorea albida* (Figs 7 and 8).

Horizontal parenchyma is, in contrast, far more uniform in character. Except in the *Monotoideae* rays are typically high, often exceeding 1 mm, and wide, probably between 4- and 8-seriate. They are heterocellular, with marginal rows of upright cells and with large cells often on the boundary and sometimes within the ray, eg in *Anisoptera* (Fig. 9), *Dipterocarpus*, some *Hopea* spp, etc. Occasionally they are storied and this can be useful diagnostics feature but is probably of little taxonomic significance. Reference has already been made to the presence of normal intercellular canals in the rays of the *Richetia* section of *Shorea* and traumatic canals in some species of *Shorea* and *Parashorea*.

The main fibrous tissue is composed of either fibre tracheids or libriform fibres. Vasicentric tracheids are occasionally present.

Cell inclusions are of special interest. These take two main forms, either crystals wich are reputed to be of calcium oxalate or small aggregates of silica. Silica (Fig. 10), present as a single aggregate in a parenchyma cell, occurs consistently in all species of certain genera, *Anisoptera*, *Cotylelobium*, *Dipterocarpus* and *Dryobalanops*, though in some species of *Dryobalanops* amounts are small. Silica also occurs in one section only of *Shorea*, the *Anthoshoreae*. It is of considerable technical significance as it affects the processing of the wood. The diagnostic and taxonomic significance of silica inclusions is a matter of considerable interest and debate. In some instances, they appear to be a species characteristic and genera can be cited (outside the *Dipterocarpaceas*) where they occur in one species but not in another, e.g., *Canarium*, *Entandrophragma* and *Guarea*. More often there is a common occurrence in all species of a genus. This is particularly so in the *Dipterocarpaceae* and, in these circumstances, it becomes a feature of some significance in a classification system.

Calcium oxalate crystals occur in parenchyma cells, sometimes in the rays, as in *Parashorea*, the *Richetia* section of *Shorea*, and in *Pentacme*, and sometimes in the axial Parenchyma, though in different forms. A parenchyma strand is derived from a fusiform initial which undergoes division to produce two or more commonly four and sometimes more cells. These cells may contain a crystal, as in *Pentacme contorta*. Sometimes the individual cell becomes sub-divided many times by septa to give a long strand of small loculi each containing a crystal, a so-called chambered crystalliferous strand. These occur in *Parashorea* (Fig. 11) and species of *Shorea* of the balau group. Exceptionally, the formation of a crystal is associated with a change in shape of the parenchyma cell, which becomes enlarged and almost barrel-like to form idioblast. These occur very occasionally in a number of genera but among species of *Shorea*, they occur only in the red meranti group (Fig. 12).

These are the anatomical features of the wood of major interest but what do they tell us about groupings in the family ?

Here the wood anatomist finds himself on far less certain ground, not because he cannot distinguish between groups of species, but rather because, while he can provide valuable evidence, this alone is not sufficient to signify the taxonomic significance of these groups.

In looking at the anatomical classification we owe a great debt to Desch (1941) and to Symington (1942) and their collaboration, more than 40 years ago in Malaya, is cited as an example of the technical advancement which can derive from scientific study. There is little doubt that the great strides that the Malaysian timber industry has made derive very substantially from the early work of Desch and Symington. Much similar collaborative work between the taxonomist and wood technologist is needed if more effective use is to be made of the forest resource in many other parts of the world.

The groups that the wood anatomist can recognise among the Asian dipterocarps are given in Table 1, which is derived from Desch (1941), incorporates observations made by the author (1961) and is in many ways similar to that given by Gottwald and Parameswaran (1966). The features of major diagnostic value are indicated ; others which might have been added are omitted to keep the table to a reasonable size. It omits, too, certain genera, such as *Monoporanda* and *Stemonoporus* which have not been examined but have been discussed elsewhere (Gottwald and Parameswaran,

Source : MNHN, Paris

1966). Though the table indicates that certain of the groups have the same combination of features, each can be distinguished anatomically with a considerable degree of confidence.

There are a number of points for comment :

1. — There is commonly a uniformity within the anatomical groups and a close correspondence between them and the genera as presently understood. However, there are exceptions, notably in *Shorea*, where 4 distinctive anatomical types can be recognised, and again in *Hopea*, where there are 2 quite distinctive anatomical types, corresponding to botanical though not technical groupings. Further, on anatomical grounds, *Balanocarpus heimii* might well be included in one of these groups.

2. — Though the woods of certain groups, such as *Parashorea* or the red meranti section of *Shorea* are technically very variable, an aspect which is considered again later, anatomically the species within each of these groups are remarkably uniform. *Parashorea aptera* may have a wood which is physically very different from that of *P. malaanonan*, and *Shorea kunstleri* and *S. inaequilateralis* from those of *Shorea parvifolia* and *S. macrophylla*, nevertheless the species in each of these examples are anatomically similar.

In contrast, the groups within *Shorea* differ not only technically but also anatomically. Indeed, it could be argued that there is a far greater anatomical difference between the so-called white and yellow merantis than between, for example, *Pentacme contorta* and some species of *Shorea* of the red meranti group.

3. — There is, perhaps, in these anatomical data, a clue to wider relationships for two of the anatomical features, solitary vessels and fibre tracheids, occur in 6 genera. Both are features which in evolutionary terms are considered to be less advanced and might be taken to indicate the phylogenetic development in the family. In the *Dipterocarpaceae*, it is tempting to link with these features the presence of solitary axial canals because, of the 6 genera, only *Dryobalanops* has canals in tangential series, though, as already mentioned, *Dipterocarpus* provides a link between the two types. However, there is the exception of *Vateria* with solitary canals but some paired vessels and libriform fibres.

In conclusion, it is important to consider, if only briefly, one further aspect — the commercial grouping of the dipterocarp timbers. This point is made because the enormous economic significance of the family must be recognised and any botanical classification should, if at all possible, lead to acceptable technical grouping.

The outstanding importance of the family as a source of timber is not always understood outside south-east Asia but this is clearly indicated by the figures given in Table 2. Accepting that about $^3/_4$ of the timber cut in south-east Asia is of dipterocarp species, it follows that approximately $^1/_4$ of the world's hardwood production is dipterocarp wood and there is little doubt that the *Dipterocarpaceae* provides more commercial timber than any other Angiosperm (hardwood) family.

It is remarkable, too, that such a large number of species produces a comparatively small number of important commercial timbers and the dipterocarps provide an example of the need for a grouping of species for technical acceptance, which must become increasingly necessary if effective use is to be made of the complex species mix of the tropical hardwood resource.

The current commercial timber classification is given in Table 1 by means of the timber names, though this is a selection only as the timber name commonly differs according to the country of origin. Those of outstanding importance are indicated in capitals.

Not all the timber groups are of comparable economic significance ; indeed some are of little more than local importance and though, on the whole, current commercial groupings often match the anatomical groupings this is not always the case and perhaps it must be recognised that it will not necessarily be possible.

Some genera, for example *Anisoptera* and *Dryobalanops*, have very uniform woods and even in *Dipterocarpus*, with its 80 or more species, there is a remarkable consistency in wood character such that their grouping for commercial purposes rarely presents a problem.

Nevertheless, there are anomalies, though at the moment for a number of reasons these are

Source : MNHN, Paris

not serious. *Pentacme* includes two very distinct commercial types, *P. suavis* on the one hand and *P. contorta* and *P. mindanensis* on the other, though these two groups are widely separated geographically. *Parashorea* provides an interesting situation with a spectrum of timber types, with *P. aptera* and *P. malaanonan* at the extremes and an intermediate condition provided by such species as *P. densiflora* and *P. lucida*. Again, the distribution and availability of the species are such that there has been no problem in marketing sufficiently uniform timber for commercial purposes. However, a somewhat less satisfactory situation occurs with the red-wooded species of *Shorea* where commercial grouping is essentially on an arbitrary colour and weight basis which is unlikely to be reconciled with a natural grouping. It is often a matter of judgment between a light red meranti and dark red meranti and even more so between a dark red meranti and red balau or red selangan, with the latter group including timbers which anatomically belong to the red meranti group and others which are true balaus.

Clearly, this is a situation where necessary commercial distinctions do not conform to botanical groupings and another undoubtedly occurs with species of *Hopea*. However, in general, these are exceptions, though in future work it is important that the consequence of any proposed change in the status of a group of species should be considered in terms of its significance for the technical classification of the timber.

REFERENCES

Bailey I. W. and Tupper W. W., 1918. — Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proc. Am. Acad. Sci.*, **54** : 149.

Brazier J. D. and Franklin G. L., 1961. — Identification of hardwoods. A microscope key. Dept. of Sci. & Industr. Res. *For. Prod. Bull.*, **46**.

Desch H. E., 1941. — Dipterocarp timbers of the Malay peninsula. *Mal. For. Rec.*, **14**.

Frost F. H., 1930-1931. — Specialisation in secondary xylem of dicotyledons. I. *Bot. Gaz.*, **89** : 67 ; II. *Bot. Gaz.*, **90** : 198 ; III. *Bot. Gaz.*, **91** : 88.

Gottwald H. and Parameswaran N., 1966. — Das sekundäre xylem der Familie Dipterocarpaceae, anatomische Untersuchungen zur Taxonomie und Phylogenie. *Bot. Jb*, **85** (3) : 410.

Kribs D. A., 1935. — Salient lines of structural specialisation in the wood rays of dycotyledons. *Bot. Gaz.*, **96** : 547.

Metcalfe C. R. and Chalk L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*. 2 vols. Clarendon Press, Oxford.

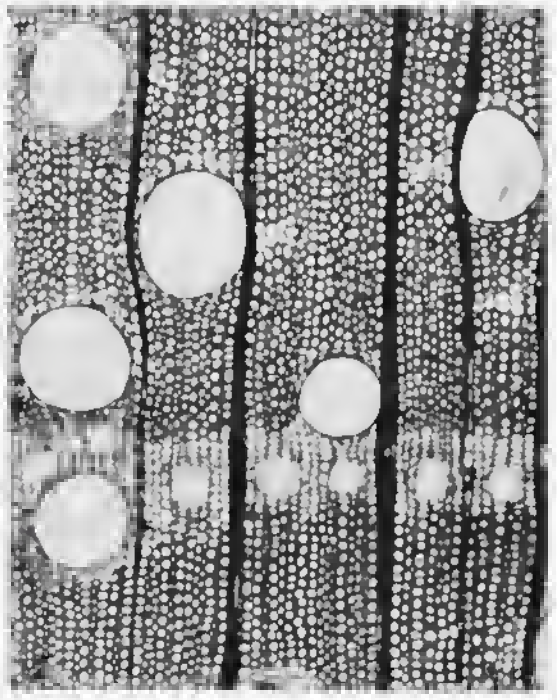
Symington C.F., 1942. — Foresters' manual of Dipterocarps. *Mal. For. Rec.*, **16**.

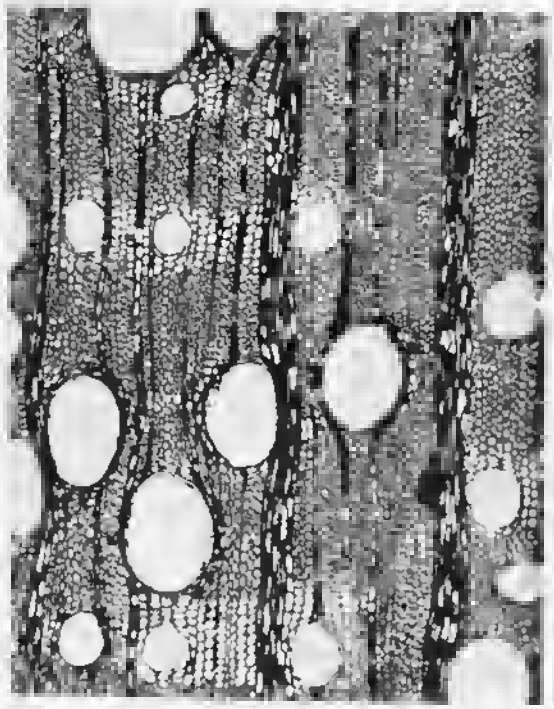
Table 2. — World and south-east Asian Hardwood production, 1974.

	World	South-east Asia
Total roundwood	$1\,393 \times 10^6$ m³	419×10^6 m³
Saw and veneer logs	232×10^6 m³	72×10^6 m³

Source : FAO Yearbook of Forest Products 1974.

Source : MNHN, Paris





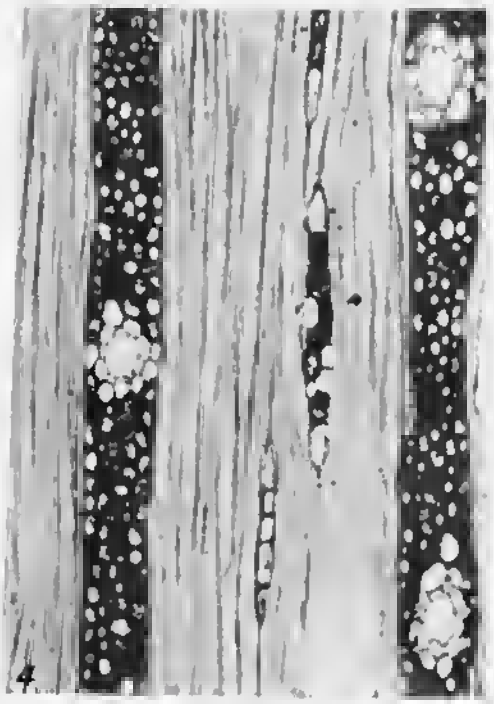


FIG. 1. — Solitary axiel intercelluler canel in *Anisoptera scaphula* (× 40). — FIG. 2. — Tangentiel line of axiel canals in *Pentacme contorta* (× 40). — FIG. 3. — Short tangential lines of axial canels and solitary vessels in *Dipterocarpus grandiflorus* (× 40). — FIG. 4. — Redial canels in *Shorea faguetiana* (× 100).

Source : MNHN, Paris

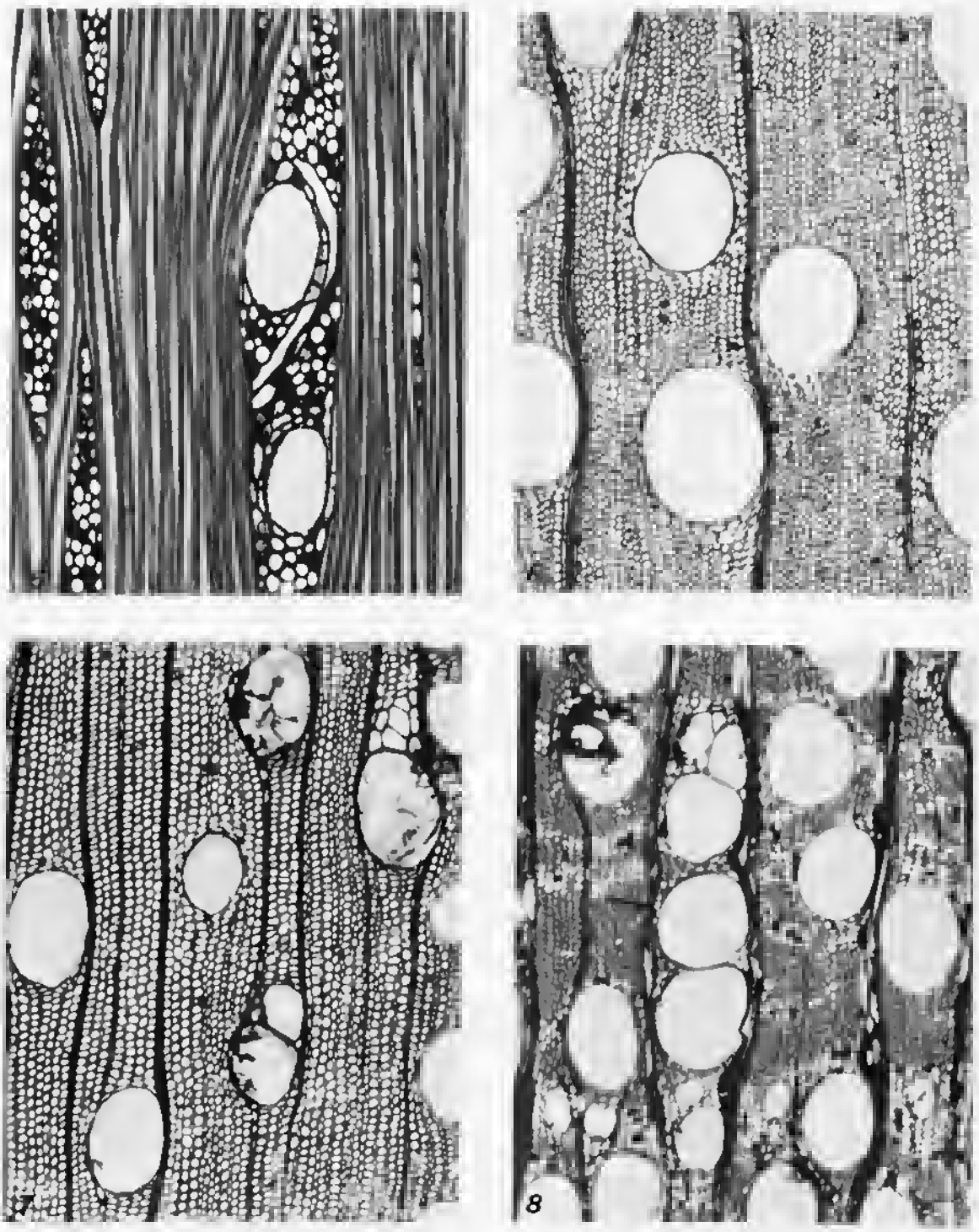
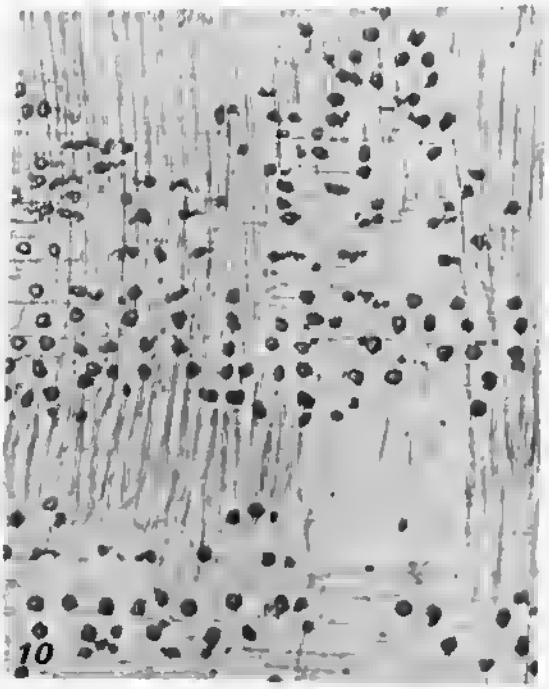
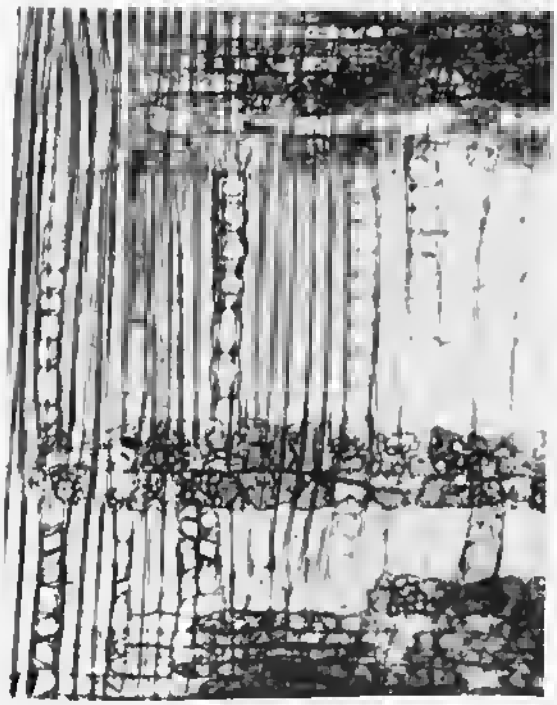


Fig. 5. — Traumatic radial canals in *Shorea leprosula* (× 100). — Fig. 6. — Apotracheal Parenchyma as isolated cells in *Parashorea malaanonan* (× 40). — Figs. 7 and 8. — Both *Shorea albida*, showing contrasts in amount of parenchyma and fibre wall thickness associated with conditions of growth and age of trees in different parts of the Sarawak swamp forest (× 40).

Source : MNHN, Paris





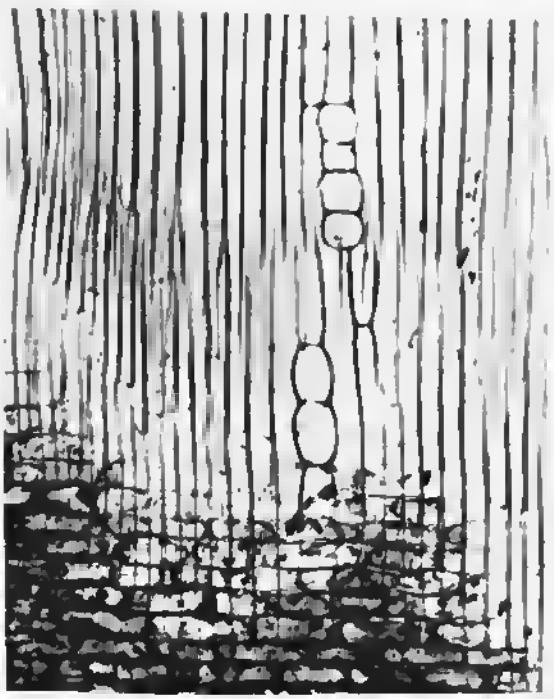


Fig. 9. — Heterocellular rays in *Anisoptera scaphula* (× 100). — Fig. 10. — Silica aggregates in the ray cells of *Shorea bracteolata* (× 100). — Fig. 11. — Axial crystalliferous strands in *Parashorea malaanonon* (× 100). — Fig. 12. — Idioblasts containing crystals in *Shorea leprosula* (× 100).

Source : MNHN, Paris

Table 1 ANATOMICAL AND COMMERCIAL GROUPINGS OF THE DIPTEROCARPACEAE TIMBERS

	Intercular canals			Solidary vessels	Fibre tracheids	Crystals			Technically uniform wood	Commercial group names
	Solitary	Tang-gential	Radial			Silica	Chamb'd cells	In idioblasts		
Anisoptera	+	–	–	+	+	+	–	–	Yes	MERSAWA, Krabak
Cotylelobium	+	–	–	+	+	+	–	–	Yes	
Upuna	+	–	–	+	+	–	–	–	Yes	resak
Vatica	+	–	–	±	+	–	–	–	Yes	
Vateria	+	–	–	–	–	–	±	–	Yes	vellapine
Dipterocarpus	+	(+)	–	+	+	+	– (druses)	–	Yes	KERUING, GURJUN, YANG, APITONG
Dryobalanops	–	+	–	+	+	+	–	(x)	Yes	KAPUR
Doona	–	+	–	–	–	–	±	–	? Yes	
Parashorea	–	+	–	–	–	·	+	–	No	(*P. aptera*) / gerutu
Pentacme	–	+	–	–	–	–	–	–	No	WHITE SERAYA, BAGTIKAN / ingyin, rang, temak batu / WHITE LAUAN
Shorea Balau	–	+	–	–	–	–	+	–	No	BALAU, SAL, selangan batu / red balau
Red meranti	–	+	–	–	–	–	–	(+)	No	DARK RED MERANTI/SERAYA, RED LAUAN / LIGHT RED MERANTI/SERAYA
White meranti	–	+	–	–	–	+	–	–	Yes	WHITE MERANTI
Yellow meranti	–	+	+	–	–	–	x	–	Yes	YELLOW MERANTI
Hopea A (homocellulars rays)	–	+	–	–	–	–	–	–	No	giam, heavy wood / merawan, selagan, medium-weight wood
Hopea B (homocellulars rays)	–	+	–	–	–	–	–	–	No	commercial and anatomical groups do not correspond
Balanocarpus heimii	–	+	–	–	–	–	–	–	Yes	CHENGAL (anatomically like *Hopea* B)

Source : MNHN, Paris

CONSÉQUENCES TAXONOMIQUES DE L'ÉTUDE DES CARACTÈRES DES FRUITS-GERMINATIONS, EMBRYONS ET PLANTULES DES DIPTÉROCARPACÉES

Gèma Maury-Lechon *.

Résumé. — Les caractères des fruits-germinations, embryons et plantules, séparent fortement les espèces d'Afrique de celles d'Asie. Parmi ces dernières ils montrent l'existence de deux grands groupes (Imbriqués et Valvaires) comprenant chacun 2 subdivisions (Imbriqués I = *Hopea*, *Balanocarpus* ; Imbriqués II = *Shorea*, *Pentacme*, *Parashorea* ; Valvaires I = *Dryobalanops*, *Dipterocarpus*, *Anisoptera* ; Valvaires II = *Upuna*, *Cotylelobium*, *Vatica*, *Vateria*, *Stemonoporus*). Ils confirment la présence des subdivisions infra-génériques actuelles mais impliquent le remaniement des genres actuels *Shorea*, *Vatica*, *Vateria* et *Stemonoporus*. Une nouvelle classification est proposée dont l'importance ne réside pas dans les niveaux taxonomiques suggérés mais dans la mise en évidence de groupes naturels à partir des caractères étudiés.

Summary — The characters of fruits-germinations, embryos and seedlings, strongly underline separation between african and asian species. In the later, they show two main groups (Imbricate and Valvate), each of them including two subgroups (Imbricate I = *Hopea*, *Balanocarpus* ; Imbricate II = *Shorea*, *Pentacme*, *Parashorea* ; Valvate I = *Dryobalanops*, *Dipterocarpus*, *Anisoptera* ; Valvate II = *Upuna*, *Cotylelobium*, *Vatica*, *Vateria*, *Stemonoporus*). They confirm the present infrageneric subdivisions, but also imply the reorganisation of présent genera *Shorea*, *Vatica*, *Vateria* and *Stemonoporus*. A new classification is proposed whose important points are not the suggested taxonomic levels, but the natural groups based on the characters here studied.

I. — Introduction.

Aucune monographie complète de la famille n'a été réalisée depuis celle de Heim (1892) et de Brandis (1895), et les études partielles qui ont suivi, proposent des solutions différentes quant à la délimitation et au découpage des genres, et quant aux rangs taxonomiques à adopter. Par ailleurs ces travaux reposent sur des combinaisons de caractères d'arbres matures.

Pourtant dès 1893 Heim écrivait « ... la forme de l'embryon est assez variable, suivant les genres, dans la famille des Diptérocarpacées, et cette forme, négligée à tort par les auteurs, peut fournir des caractères génériques de la plus haute valeur ». Un peu plus tard, en 1920, Burkill ajoutait « ... upon the botanists who live where Dipterocarps grow, now rests the duty of collecting such details regarding them as the Herbarium botanists have not had in full measure, and among the details, as Heim has pointed out, are the structure of the embryo and the appearance of the seedling ».

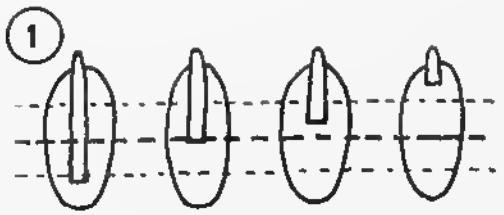
C'est ainsi qu'à partir des caractères concernant le fruit et l'embryon mûr, la germination et les jeunes stades plantulaires, j'ai essayé de déterminer des groupes naturels et d'en comprendre les affinités [1].

* Adresse : cf. Liste des participants.

1. Lorsque ce travail a été réalisé, l'espèce américaine n'était pas encore publiée et ses fruit mûr, embryon et plantule encore inconnus.

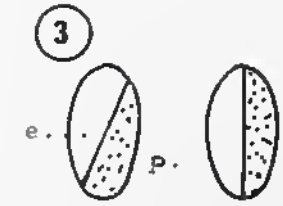
Source : MNHN, Paris

EMBRYONS



infère médian supère apical

dextre sénèstre horizontal vertical recourbé



empilés parallèles superposés repliés

couvrants

encerclants

juxtaposés

e.= cotylédon extérieur
p.= cotylédon placentaire

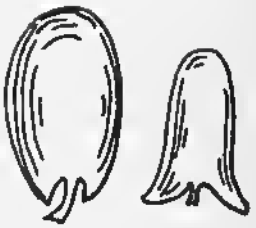
COTYLEDONS EPANOUIS

type Anthoshoreae

entier-transverse

entier-intermédiaire (Ant-Ric)

type Richetioides



entier-allongé

émarginé-transverse (Ant.)

(Ant)

(Ant)

émarginés-intermédiaires

(Sho-Ric)

émarginé (Ric)

type Shoreae

bilobé-transverse (Sho)

bilobé-intermédiaire (Ant-Mut)

type Muticae

bilobé-allongé (Mut)

Ant.=type Anthoshoreae
Ric.=type Richetioides

Sho.=type Shoreae
Mut.=type Muticae

Sho-Ric ou Ant-Mut types intermédiaires

Source : MNHN, Paris

II. — Caractères étudiés.

Les observations ont principalement porté sur :

1. — *le fruit mûr :*

a) le calice fructifère (estivation, épaississement et soudure des bases des sépales, réflexion et accrescence des sépales) ;

b) le fruit proprement dit (tissus du péricarpe, formes en section méridienne et équatoriale, dimensions) ;

c) la germination (mode d'ouverture du fruit avec ou sans éclatement, et mode de développement des cotylédons avec ou sans croissance post-germinative des limbes).

2. — *l'embryon mûr :*

a) l'hypocotyle (implantation, inclinaison) ;

— l'hypocotyle est (fig. 1) infère, médian ou supère selon qu'il s'insère sur l'une ou l'autre moitié de l'embryon ; lorsqu'il s'implante dans le quart supérieur il est dit apical et dans le quart inférieur basal ;

— lorsque les limbes cotylédonaires sont pliés à la manière des pages d'un livre, on oriente l'embryon en plaçant les bords libres des cotylédons vers la droite et l'axe de la pliure des cotylédons vers la gauche. Ainsi l'hypocotyle présente une inclinaison dextre, sénestre ou verticale (fig. 2). Les positions horizontale et recourbée apparaissent comme les aspects extrêmes des types dextre et sénestre respectivement ;

b) les cotylédons vus sur une coupe méridienne de l'embryon (fig. 3) peuvent être empilés, parallèles, superposés ou repliés. En coupe équatoriale (fig. 4) les limbes sont couvrants, encerclants, juxtaposés, ou superposés (un seul cotylédon visible dans ce dernier cas).

3. — *la plantule :*

a) les formes cotylédonaires (fig. 5 à 8) sont de type entier-transverse (type *Anthoshoreae :* fig. 5) ou entier-allongé (type *Richetioides :* fig. 6), de type bilobé-transverse (type *Shoreae :* fig. 7) ou bilobé-allongé type *Muticae* : fig. 8). Tous les cas intermédiaires existent entre les types entiers et bilobés (schémas entre les figures 5 et 7, et entre 6 et 8), et entre les types transverses et allongés (schémas entre les figures 5 et 6 et entre 7 et 8) ;

b) la phytodermologie des feuilles du premier nœud épicotylé : les types stomatiques principaux sont (fig. 9) : paracytique (cellules latérales parallèles au stomate), cyclocytique (cellules en cercle autour du stomate), anomocytique (nombre et disposition quelconques des cellules entourant le stomate), ou anisocytique (3 cellules entourent le stomate, parfois 4). Tous les types intermédiaires existent. Lorsque 2 cellules latérales sont parallèles au stomate, et 2 cellules polaires sont perpendiculaires au stomate, le type est tétracytique. Il existe des formes intermédiaires ;

c) la structure vasculaire :

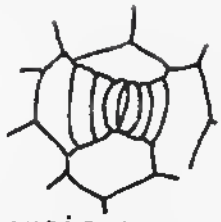
— du nœud cotylédonaire : elle se caractérise par un rapport dont le numérateur est le nombre de lacunes (1, 3 ou plus de 3 : 4 à 9) et dont le dénominateur est le nombre de faisceaux ou de canaux sécréteurs libérés par chaque lacune (fig. 10). Ce rapport concerne la nervation d'un seul cotylédon.

— des pétioles cotylédonaires (disposition et nombre de faisceaux et de canaux).

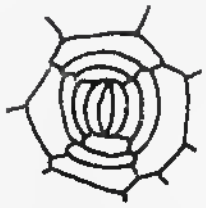
— de la racine (nombre de pôles de bois primaire).

Source : MNHN, Paris

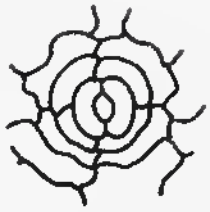
9 TYPES STOMATIQUES



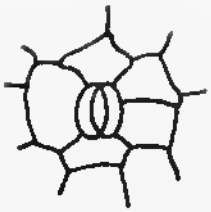
paracytique



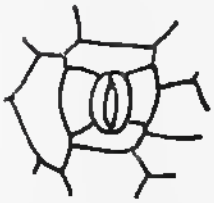
para-cyclocytique (tétracytique)



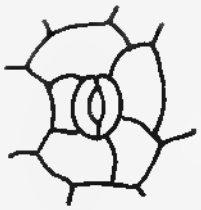
cyclocytique



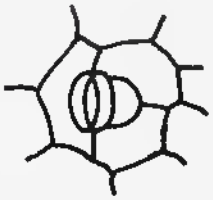
anomocytique

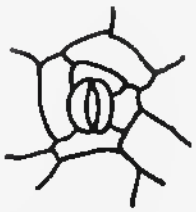


anomo-cyclocytique (tétracytique)



hémi-paracytique





anisocytique

10 NOEUDS COTYLEDONAIRES

UNILACUNAIRES

1/1

1/3

1/3

1/5

1/x>3 brèche irrégulière

TRILACUNAIRES

3/3 DB

3/3

3/5

3/5

3/x>3

MULTILACUNAIRES

5/5

6/6

9/x>9

7/x>7

Source : MNHN, Paris

III. — Résultats.

Que l'on procède par analyses séparées (fruits seuls, embryons seuls, morphologie de la plantule seule, phytodermologie seule ou anatomie seule) ou que l'on regroupe l'ensemble des caractères en une synthèse générale, des groupes naturels apparaissent dans la famille, tant aux niveaux supra-génériques qu'aux niveaux taxonomiques inférieurs. Les corrélations qui existent entre les divers caractères de cette étude d'une part, et d'autre part, entre ces derniers et les résultats de travaux sur les pollens (Maury, Muller et Lugardon, 1975), le bois secondaire (Gottwald et Parameswaran, 1964-66-68), les nombres chromosomiques (Jong et col., 1967-1978) et la chimiotaxonomie (Diaz et col., 1966 ; Bisset et col., 1966-67-71 ; Ourisson, 1977 : dans cette réunion), soulignent la valeur des caractères qui sont utilisés ici. Les tableaux qui suivent résument les résultats. Ces derniers reposent sur l'observation de 200 caractères concernant 200 espèces de fruits et 100 espèces de plantules (liste des espèces dans : « Diptérocarpacées : du fruit à la plantule »).

1) Sous-familles actuelles.

TABLEAU 1	*Dipterocarpoideae*	*Monotoideae*
- germination* par éclatement du fruit	présente	absente
- croissance post-germinative* intense (limbes cotylédons).	absente	présente
- embryon : 2 cotylédons repliés vers apex fruit.....	absents	présents
- canaux sécréteurs* périmédullaires (embryon-plantule)...	présents	absents

Caractères corrélés

TABLEAU 2	*Dipterocarpoideae*	*Monotoideae*
- pollens	tricolpés	tricolporés**
- exine à	3-2 strates	4 strates**
- bois secondaire (arbre mature) : canaux sécréteurs	présents	absents**

2) Groupes naturels de niveau supra-générique net dans la sous-famille des *Dipterocarpoideae*.

L'estivation des sépales dans le fruit mûr fait apparaître deux grands groupes que viennent confirmer l'ensemble des caractères de l'embryon et de la plantule. Tandis que l'estivation du calice

* d'après mes observations sur les fruits immatures et la publication de Maguire et col. (août 1977) qui a succédé à cette réunion, les *Pakaraimoideae* auraient les mêmes caractères que les *Monotoideae*.

** Mêmes caractères chez les *Pakaraimoideae* (Maguire et col., août 1977).

Source : MNHN, Paris

fructifère est soit imbriquée, soit valvaire, pour les caractères embryonnaires et juvéniles la distinction des deux groupes repose sur l'expression la plus fréquente du caractère considéré (tab. 3).

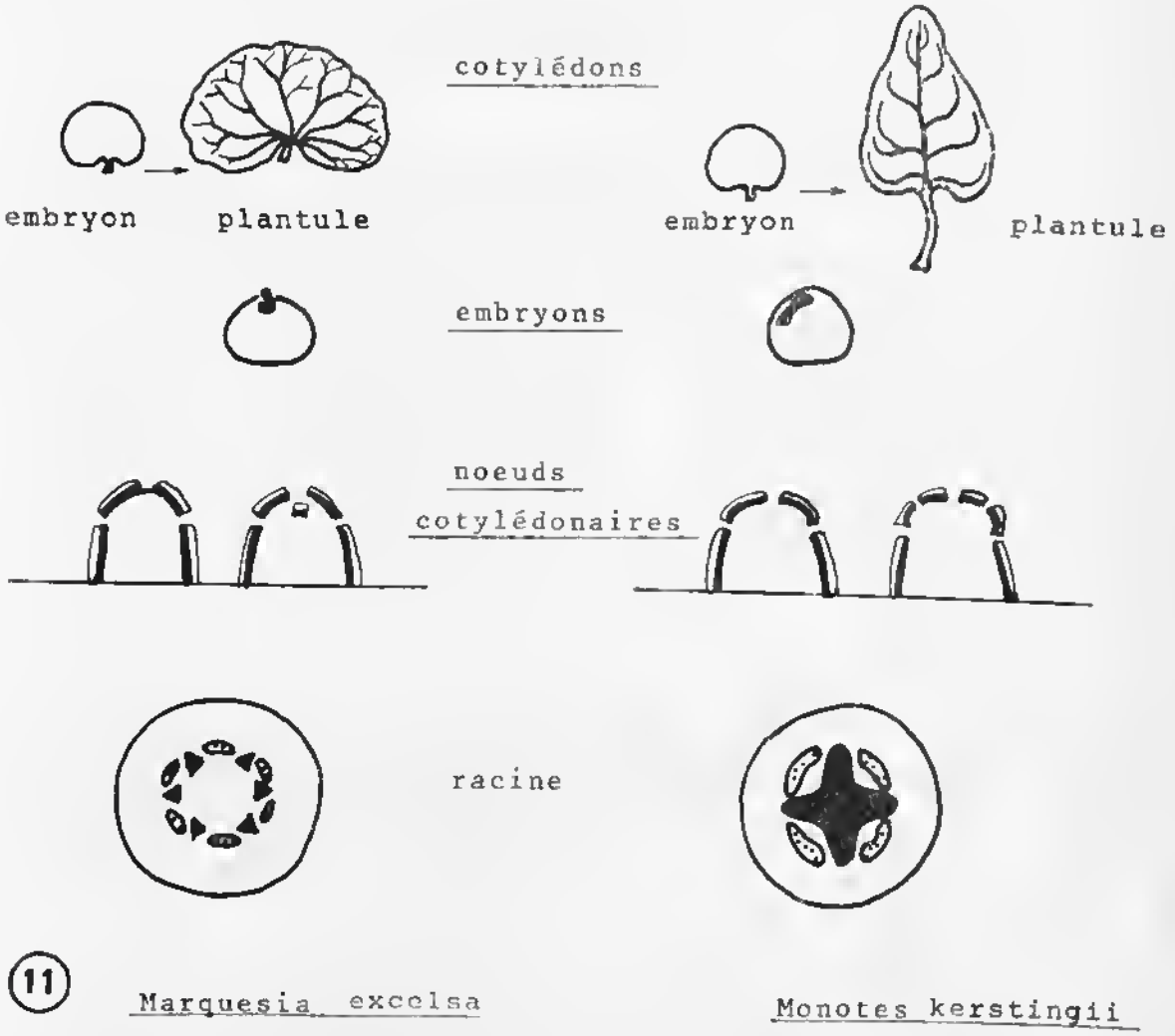
Ces deux groupes, appelés ici « Imbriqués » et « Valvaires » se retrouvent par l'exine, les nombres chromosomiques et le bois secondaire (tab. 3).

Chacun de ces 2 groupes se subdivise en deux ensembles : Imbriqués I et II (tab. 4) et Valvaires I et II (tabl. 5).

3) Niveaux génériques et infra-génériques actuels et nouveaux groupements :

a) Sous-famille actuelle des *Monotoideae.*

Les deux genres *Marquesia* et *Monotes* se distinguent clairement (fig. 11, tab. 6).



11

b) Sous-famille actuelle des *Dipterocarpoideae.*

Il est intéressant de remarquer le parallélisme qui existe entre les deux groupes des Imbriqués et des Valvaires :

— les Imbriqués I (*Hopea*, *Balanocarpus*) et les Valvaires I (*Dryobalanops*, *Dipterocarpus*, *Anisoptera*) correspondent à des ensembles homogènes, avec des genres bien définis, tandis que les

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3 : sous-famille actuelle des *Dipterocarpoideae*

sépales du fruit mûr	imbriqués	valvaires
caractères corrélés :		
- exine (structure).....	3 strates	2 strates
- chromosomes	n = 7	n = 11
- bois secondaire :		
vaisseaux	groupés	solitaires
canaux	en bandes	épars
	expression la plus fréquente du caractère	
- fruit :		
. section équatoriale...	circulaire	circulaire à symétrie d'ordre 3
. tissus péricarpe : type	rigide	rigide à souple
. bases sépales épaissies	2-3	0-5
. bases sépales/fruit...	libres	plus ou moins soudées
- embryon mûr :		
. cotylédons.....	couvrants-empilés	ni couvrants ni empilés
. hypocotyle	infère ou médian-infère	non infère : apical ou médian
- plantule :		
. cotylédons surtout....	bilobés	entiers
. Racines : pôles de xylème	4	6, 8, 10
. noeud cotylédonaire...	uni à trilacunaire	tri à multi lacunaire
. Types stomatiques .... (1ère feuille)	paracytiques ou... para-cyclocytiques ou anomo-cyclocytiques	cyclocytiques ou anomocytiques ou anisocytiques
. stomates	allongés, en creux.	ronds, en relief
. nombre de cellules.... entourant le stomate (% des cas)	4 : plus de 50 %..	5 : plus de 50 %
genres actuels	*Shorea, Hopea Banalocarpus Pentacme Parashorea**	*Anisoptera, Dipterocarpus Dryobalanops*, Vatica, Upuna, Cotylelobium Stemonoporus*, Vateria*
nouveaux groupes des	"Imbriqués"	"Valvaires"

* genres subvalvaires (*Parashorea* : imbrication faible, *Dryobalanops* et *Stemonoporus* : parfois traces d'imbrication).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4 : Imbriqués	# série des Shoréées HEIM = Feld I GOTTWALD et col.	
- sépales fruit mûr :		
. bases épaissies.....	2	3
. accrescents	2-0	3-(5)-0
- embryon mûr :		
. hypocotyle	dextre	dextre, sénestre, vertical
	infère	infère à supère
nouveaux groupes des	Imbriqués I (groupe homogène)	Imbriqués II (groupe par enchaînement)
genres actuels	*Hopea* *Balanocarpus*	*Shorea*, *Pentacme*, *Parashorea*
commentaires	groupe voisin de série Hopéées HEIM	groupe proche de série Shoréées HEIM

( ) : quelques cas seulement

TABLEAU 5 : Valvaires		
- fruit mûr		
. péricarpe	rigide	souple
. section équatoriale..	circulaire.....	symétrie d'ordre 3
. bases des sépales....	fortement soudées..	plus ou moins soudées
. sépales.....	non réfléchis	non réfléchis à réfléchis
- embryon-plantule		
. hypocotyle.....	dextre	dextre, sénestre, vertical
. cotylédons	entiers	entiers à émarginés (+ bilobés)
. type cotylédonaire...	*Anthoshoreae*.....	*Anthoshoreae*, *Richetioides*, (*Shoreae*)
. *types stomatiques*.... (1ère feuille)	anomo-anisocytiques	cyclocytiques
nouveaux groupes	Valvaires I (groupe homogène)	Valvaires II (groupe par enchaînement)
genres actuels	*Anisoptera* *Dipterocarpus* *Dryobalanops*	*Upuna**, *Cotylelobium* *Vatica*, *Vateria*, *Stemonoporus*
commentaires	= Feld II GOTTWALD et coll. (excepté *Cotylelobium*)	= Feld II GOTTWALD et coll. (excepté *Cotylelobium*)

* types stomatiques anomocytiques ; ( ) : quelques cas seulement

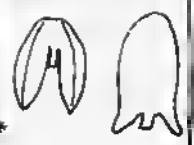
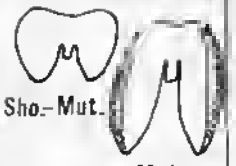
Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6 *Monotoideae*		
- fruit	déhiscent.....	indéhiscent
- péricarpe.....	papyracé, mince..	très dur et épais
- plantule.....	hypocotylée.....	sans hypocotyle
- cotylédons épanouis.	transverses.....	allongés
- noeud cotylédonaire.	1→ 3 traces.....	2→ 4 traces
- noeud lère feuille..	trilacunaire.....	unilacunaire
- racine.....	héxarche	tétrarche
genres	*Marquesia* (*M. excelsa*)	*Monotes* (*M. kerstingii*)

TABLEAU 7 Imbriqués I		
- fruit mûr : péricarpe....	mince	.. épais
- embryon : taille	4-10 mm	.. 35 mm
- plantule : cotylédons....	intermédiaires...	.. allongés
....	à transverses entiers à bilobés	.. bilobés
- noeud cotylédonaire.....	unilacunaire	.. trilacunaire
- racine	tétrarche	.. héxarche
- lère feuille : structure sommet pétiole de type...	*Dryobalanoides*...	.. *Shorea*
- poils lobés et capités de type *Dryobalanoides*.....	présents.....	.. absents
- parois cellulaires épidermiques	droites à curvilignes	.. sinueuses (puzzle)
- types stomatiques.....	cyclocytiques ... (tétracytiques)	.. paracyclocytiques
- croissance sympodiale....	absente	.. présente
genres actuels	*Hopea*	*Balanocarpus*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 9 Imbriqués II

fruit mûr : estivation..... sépales ailés...	imbriquée 3-0						sub-valvaire 5-0
hypocotyle..... (embryon) cotylédons..... (types) types stomatiques	apical *Anthoshoreae* non paracytiques			non apical *Shoreae, Sho.-Mut. Muticae, (Ric.)* paracytiques ou para-cyclocytiques			non apical *(Sho.-Mut.), Muticae* hémi-paracytiques para-cyclocytiques
sous-groupes nouveaux	Imbriqués IIa			Imbriqués IIb			Imbriqués IIc (2)
cotylédons.....	entier-transverse très inégaux	émarginé-intermédiair sub-égaux	émarginé-transverse sub-égaux	bilobés-transverses type *Shoreae*	bilobés-allongés *Mut.* (*Ric.*)	bilobés-allongés ou interm. *Mut.* ou *Sho.Mut.*	bilobés-allongés ou interm. *Mut.* ou *Sho.-Mut.*
types..... stomatiques	cyclocytiques	anomo-cyclo.	anomo-cyclo.	paracytiques	paracytiques	para-cyclo.	hémi-para. et para-cyclo.
stomates en.....	creux	creux	relief	creux	relief	creux	creux
hypocotyle.....	sénèstre-recourbé	dextre	dextre	dextre, sénèstre (vertical)	sénèstre (vertical)	(dextre),sénèstre (vertical)	(dextre), (sénèstre) vertical
noeud cotylédonaire	3/3	3/3 DB	1/1, 1/3, 3/3 DB, 3/3	3/3 (1/5,1/7)	1/1, 1/3	(1/1, 1/3), 3/3, 3/5, 5/5 à 7/11	3/3 DB, 3/3, 3/5
taxons	*Doona* Thw.	*Pentacme* A. DC.	*Anthoshorea* Heim	*Shorea*	*Richetia*	*Rubroshorea* Mej.	*Parashorea* (2)
caractère corrélé : sesquiterpènes oxygénés (1)		absents		présents			absents
forme des cotylédons							

Source : MNHN, Paris

Imbriqués II (*Shorea, Pentacme* et *Parashorea*) et les Valvaires II (*Upuna, Cotylelobium, Vatica, Vateria, Stemonoporus*) constituent des groupes par enchaînement dans lesquels les caractères passent progressivement d'un aspect à l'autre. C'est dans les deux genres *Shorea* (Imbriqués II) et *Vatica* (Valvaires II) que ce phénomène est le plus marqué, et il l'est encore plus chez *Vatica* que chez *Shorea*. Par les caractères des fruits, embryons et plantules ces deux genres nécessitent un remaniement au niveau générique actuel. Les tableaux 7 à 13 traduisent ces remarques.

α) Groupe des Imbriqués (tab. 7 à 13).

Au niveau infra-générique (tab. 8) les caractères de cette étude justifient l'existence des 4 subdivisions du genre *Hopea* mais insistent sur les affinités plus grandes qui relient les actuelles sous-sections *Dryobalanoides, Sphaerocarpae* et *Pierreae*. La sous-section *Hopeae* plus isolée établit le passage vers le genre *Shorea*.

Seule la nervation des feuilles plantulaires (égale à celle des feuilles d'adultes) plaide pour le regroupement des 4 sous-sections actuelles en 2 sections.

TABLEAU 8 : genre *Hopea*

- noeud cotylédonaire - type cotylédonaire	1/1, (3/3) *Anthoshoreae* *Ant.-Mut.** *Ant.-Ric.**	1/1 *Shoreae*	1/2 *Ant.-Mut.**	1/1, (1/3,3/5) *Ant.-Sho.**
sous-sections actuelles	*Dryobalanoides*	*Sphaero-carpae*	*Pierreae*	*Hopeae*
- nervation F 1 (et adulte)	dryobalanoïde		scalariforme	
sections actuelles	*Dryobalanoides*		*Hopeae*	
- stomates	ronds, en relief			allongés, en creux
- types stomatiques.....	cyclocytiques			para-cyclocytiques
- 4 cellules voisines .... (% des cas)	plus de 50 %			moins de 50 %

* : voir légende Tab. 9

Dans le groupe des Imbriqués II, les caractères étudiés conduisent à une réorganisation d'ensemble (tab. 9).

Légende Tableau 9 :

Sho. : type *Shoreae* ; Ric. : type *Richetioides* ; Mut. : type *Muticae* ; Ant. : type *Anthoshoreae* ; DB : demi-breche médiane ; interm. : intermédiaire ; O : cotylédons d'une même espèce ; * : cotylédons d'espèces différentes ; ( ) : quelques cas ; (1) : Bisset et col., 1971 et Ourisson dans cette publication ; (2) : les caractères du calice et les sesquiterpènes oxygénés réclament l'isolement du groupe « Imbriqués IIc », mais, par les caractères de l'embryon et la plantule, *Parashorea* est étroitement relié aux *Rubroshorea* donc au groupe des « Imbriqués IIb ».

Source : MNHN, Paris

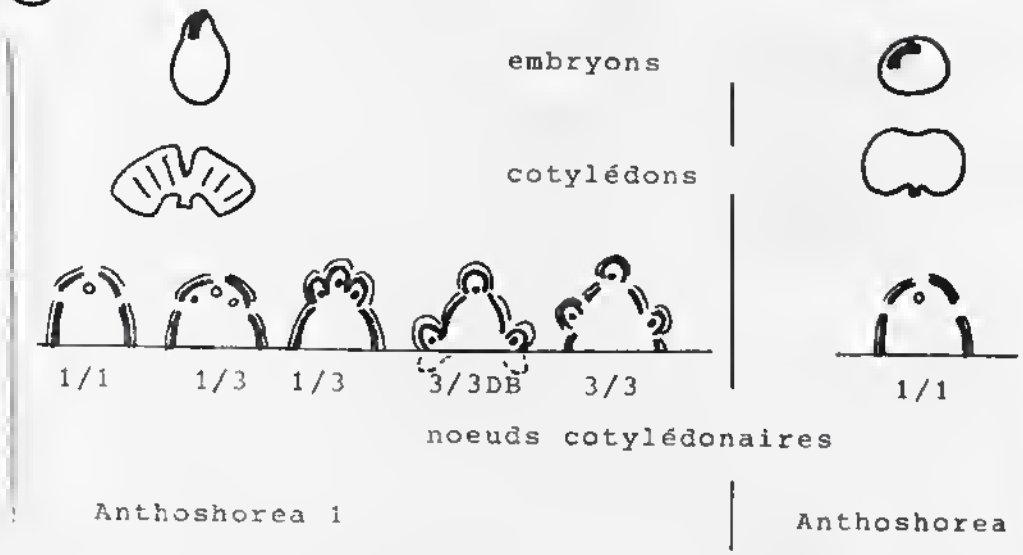
Des subdivisions apparaissent encore dans certains taxons tels que *Anthoshorea* (tab. 10 et fig. 12), *Richetia* (tab. 11 et fig. 13), *Rubroshorea* (tab. 12 et fig. 14), et *Parashorea* (tab. 13 et fig. 14 colonne de droite).

TABLEAU 10 (fig. 12) section *Anthoshoreae* HEIM		
- embryons	pyriformes	nuciformes
- cotylédons couvrants	avec replis des limbes	sans replis
- type cotylédonaire	*Anthoshoreae*	*Shoreae-Anthoshoreae*
- stomates	en relief, arrondis	en creux, longs
- types stomatiques cyclocytiques normaux et hémi-paracytiques	présents	absents
- noeud cotylédonaire	1/1, 1/3, 3/3 DB, 3/3.	1/1
nouvelles subdivisions	*Anthoshoreae 1*	*Anthoshoreae 2*
espèces	*Shorea talura* *S. resinosa*	*S. bracteolata* *S. gratissima*

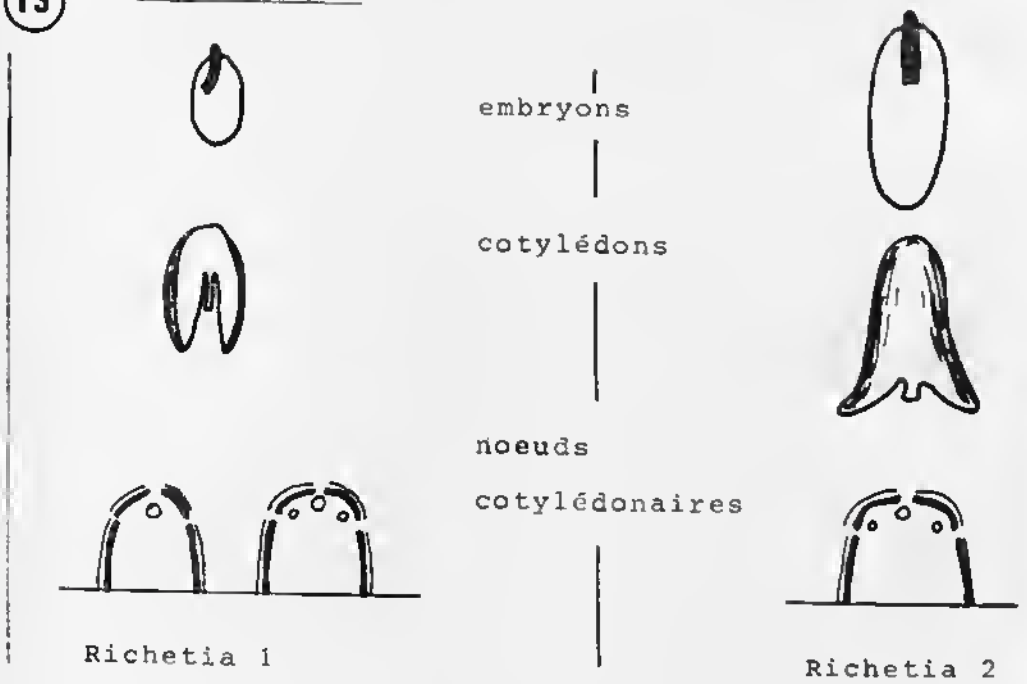
TABLEAU 11 (fig. 13) sous-genre *Richetia* SYMINGTON			
- hypocotyle	sénèstre		vertical-central
- cotylédons de type	*Muticae*		*Richetioides*
nouveaux groupes	*Richetia 1*		*Richetia 2*
- noeud cotylédonaire	1/1	1/3	1/3
- sommet pétiole F 1 de type	*Dryobalanoides*	*Shorea*	*Shorea*
nouveaux sous-groupes	*Richetia 1a*	*Richetia 1b*	---
espèces	*S. cuspidata* *S. faguetiana* *S. gibbosa*	*S. obovoidea* *S. résina-nigra*	*S. maxima*

Source : MNHN, Paris

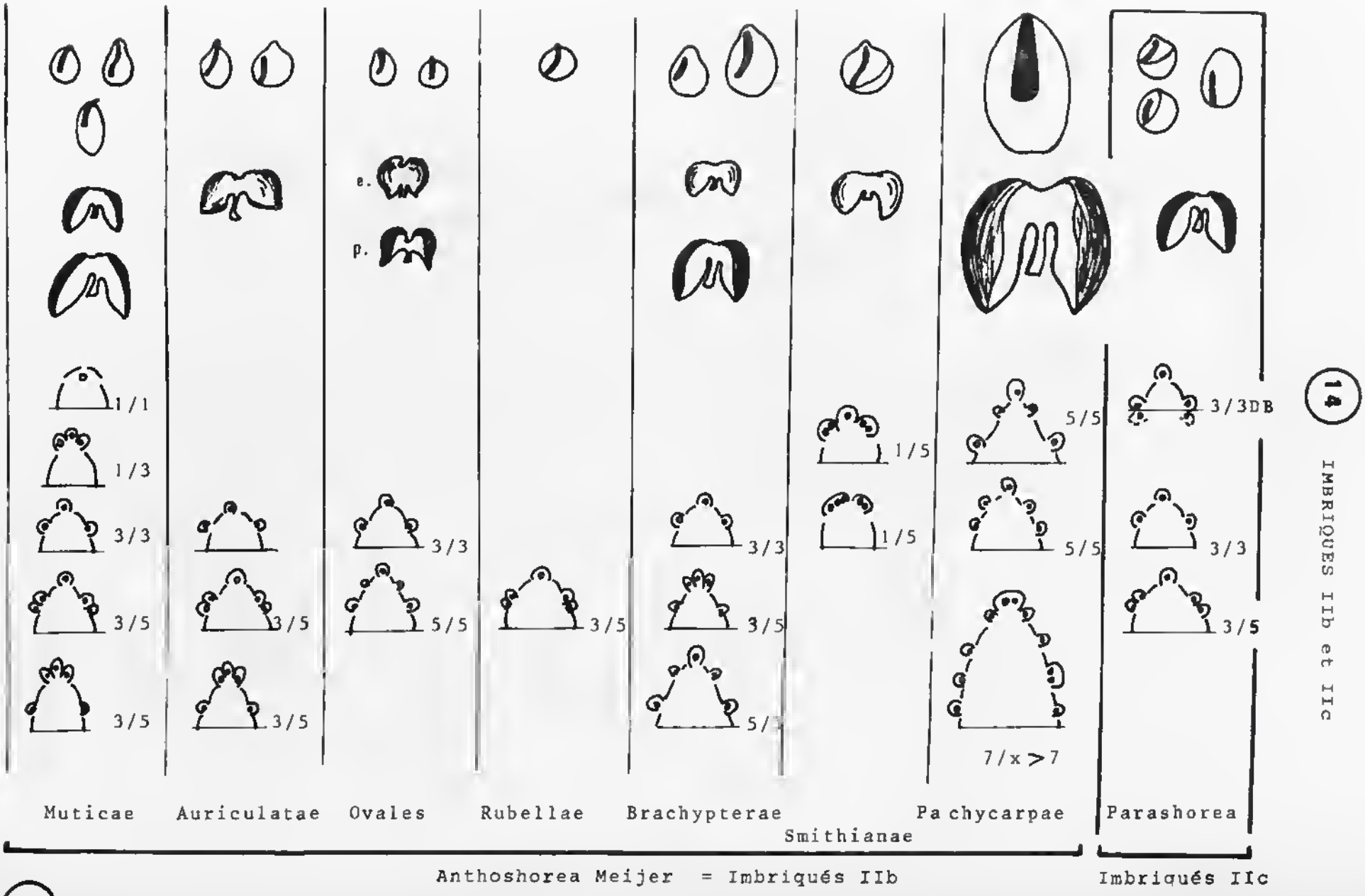
(12) Anthoshorea Heim



(13) Richetia Sym.



Source : MNHN, Paris



14 *GROUPES DES IMBRIQUES IIb et IIc*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12 (fig. 14) sous-genre *Rubroshorea* MEIJER

noeud cot.	a) 1/1, 1/3 b) 3/3, 3/5	3/3, 3/5	3/3, 3/5	3/5	3/3, 3/5, 5/5	1/5	5/5, 5/7, 6/6, 6/8, 7/7, 7/11
3/5 ou 5/7.. (type)	*Brachypterae* et *Parashorea*	*Brachypterae* et *Parashorea*	absents	*Parashorea*	*Brachypterae*	absents	*Brachypterae*
cotylédons.. (plantule)	*Muticae*	*Shoreae-Muticae*	*Shoreae-Muticae*	*Shoreae-Muticae*	*Muticae* ou *Sho.-Mut.*	*Shoreae-Muticae*	*Muticae*
..	allongés	transverses	intermédiaires	transverses	allongés ou transverses	transverses	allongés
hypocotyle.. (embryon)	dextre ou intermédiaire	sénèstre	sénèste ou vertical	sénèstre	sénèstre	sénèstre à intermédiaire	vertical-central
cotylédons.. (embryon)	couvrants-empilés ou parallèles	couvrants-parallèles	couvrants-empilés ou parallèles	couvrants-empilés	couvrants-empilés	superposés	juxtaposés-parallèles
subdivisions	*Muticae*	*Auriculatae*	*Ovales*	*Rubellae*	*Brachypterae*	*Smithianae*	*Pachycarpae*

— a et b pourraient constituer 2 subdivisions (a : *Curtisiae* pour *Shorea curtisii*, b : *Parvifoliae* pour les autres espèces).
— il est envisageable de créer 2 regroupements (*Mutica* et *Pachycarpa*) dans l'ensemble *Rubroshorea* pour : a) Mutica : nœud 3/3, cotylédons couvrants, hypocotyle latéral-incliné (*Muticae*, *Auriculatae*, *Ovales*, *Rubellae*, *Brachypterae*, *Smithianae*), b) Pachycarpa : nœud 5/5, cotylédons juxtaposés, hypocotyle central-vertical (*Pachycarpae*).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 13 genre *Parashorea* actuel
(fig. 14 colonne de droite)

- embryon	oblong	nuciforme
- hypocotyle	latéral-vertical...	latéral non vertical
- cotylédons	parallèles-juxtaposés	superposés
- noeud cotylédonaire	3/3 → 3/5	3/3 DB → 3/3
- racine : pôles bois	6	8
sous-groupes nouveaux	*Parashorea 1*	*Parashorea 2*
espèces	*P. malaanonan* *P. tomentella*	*P. smythiesii*

TABLEAU 14 genres :	*Dryobalanops*	*Dipterocarpus*	*Anisoptera*
- fruit dans le calice	libre	libre	adné
- ouverture du fruit.....	totale : ..... 3 valves nettes	partielle : .... pore apical	totale : sans valves nettes
- cotylédons..... (plantule)	encerclants	encerclants	superposés
- hypocotyle.....	apical-horizontal (dextre)	apical-central.. (dextre)	médian-horizontal (dextre)
- poils lobés.....	type *Dryobalanops*	absents	type *Anisoptera*
- canaux sécréteurs : dédoublement radial	présent	présent	absent
- noeud cotylédonaire.....	3/3, 4/4, 5/5, ... 6/6, 7/7	3/3, 4/4, 5/5, 5/6, 5/7	3/3, 3/5

Source : MNHN, Paris

3) Groupe des Valvaires (tab. 14 à 17).

Dans le groupe des Valvaires I les 3 genres sont parfaitement délimités. La liste de leurs caractères montre les ressemblances qui existent entre *Dryobalanops* et *Dipterocarpus* surtout, mais aussi entre *Dipterocarpus* et *Anisoptera* et entre *Dryobalanops* et *Anisoptera* (tabl. 14 et fig. 15).

Malgré ses ressemblances avec *Dipterocarpus*, *Anisoptera* est proche des *Sunopteae* (calice-fruit adnés, forme des cotylédons, etc...) et malgré l'estivation du calice et le nombre chromosomique *Dryobalanops* (subvalvaire, n = 7 chr.) et *Dipterocarpus* (valvaire, n = 11 chr.) restent très proches aussi. Si nous respectons la priorité qui, dans ce travail, a été donnée à la disposition des sépales fructifères il faut néanmoins conserver les séries ou tribus de Heim et Gilg comme le montre le tableau 15. Il serait cependant concevable de distinguer 3 séries (et non 2), une pour chacun de ces 3 groupes, étant donné la complexité des relations de l'ensemble de leurs caractères.

Dans le groupe des Valvaires II les genres actuels *Vatica*, *Stemonoporus* et *Vateria* se réorganisent aussi en fonction des caractères de cette étude (tab. 16 et 17, et fig. 16).

IV. — Conclusions.

Les groupes ou sous-groupes nouveaux ont été volontairement présentés sans niveau taxonomique précis.

Parce que les termes Imbriqués, ou Valvaires, I, II, Ia, Ib, IIa, IIb, etc... sont trop abstraits, des niveaux seront néanmoins proposés ici, mais j'insiste sur le fait que *seule l'existence des groupes importe* et *non pas le niveau taxonomique qui leur sera accordé.*

D'après l'étude des caractères des fruits, embryons et plantules les différences sont grandes entre *Monotoideae* et *Dipterocarpoideae*[1]. C'est pourquoi je proposerai, comme Gottwald et Parameswaran (1968) et comme Heim (1892), de distinguer 2 familles séparées d'une part les *Monotaceae* (Afrique) et d'autre part les *Dipterocarpaceae* (Asie). Leur regroupement dans un ordre des Diptérocarpales pourrait rappeler que parmi les Dicotylédones les Diptérocarpacées sont la famille la plus proche des Monotacées. Dès lors la subdivision Imbriqués-Valvaires correspondrait au niveau sous-familial, les divisions Imbriqués I-II et Valvaires I-II deviendraient des tribus et les sous-groupes Ia-Ib et IIa-IIb des sous-tribus, etc... (Tab. 18).

D'autres auteurs préféreront conserver la seule famille actuelle pour insister sur les ressemblances qui, dans le groupe des Dicotylédones, rapprochent les espèces d'Afrique et d'Asie.

Quelle que soit la solution adoptée, il faut garder à un même niveau taxonomique les genres ou sections actuels : *Doonae*, *Anthoshoreae*, *Pentacme*, *Shoreae*, *Richetioides* Heim (= *Richetia* Sym.), *Rubroshorea* et *Parashorea* (cf. légende tabl. 9 : (2)) du groupe des Imbriqués (tabl. 9). Il en est de même pour *Cotylelobium*, *Sunapteae-Vaticae p.p.* (cotylédons de type *Anthoshoreae* à 2 cornes : fig. 16), *Pachynocarpus-Vaticae p.p.* (cotylédons n'ayant pas le type *Anthoshorea* à 2 cornes : fig. 16), *Stemonoporus*[2], *Vateria p.p.* et *Vateria seychellarum* (tab. 17), du groupe des Valvaires. Étant donné les genres bien définis tels que *Dryobalanops*, *Dipterocarpus*, *Anisoptera*, *Upuno* et *Cotylelobium*, il semble raisonnable de proposer aussi le rang générique pour ces subdivisions des tableaux 9-12 et 17. Le groupe *Rubroshorea* et le groupe *Vaticae p.p.-Pachynocarpus* restent cependant plus complexes que les autres ensembles de leurs groupes respectifs (Imbriqués ou Valvaires).

Les subdivisions actuelles de rang infra-générique (sections actuelles) ont été confirmées, dans l'ensemble seule leur position hiérarchique a éventuellement été modifiée dans les remaniements proposés (ex. : dans les genres *Shorea* et *Vatica*, tabl. 9-12 et 17).

Ces regroupements traduisent, d'une manière générale, les affinités des taxons. L'actuelle section *Anthoshoreae* (rang générique proposé ici) constitue une sorte de plaque tournante présentant des

1. Maury-Lechon G., dans cette publication : « Interprétation phylogénique des caractères des pollens, fruits germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées ».
— Maury-Lechon et Ponge, dans cette publication : « Étude des caractères des fruits, embryons et plantules de Diptérocarpacées à l'aide de l'analyse des correspondances ».

2. Voir (4) et (5) dans l'égende Tab. 17.

Source : MNHN, Paris

15

GROUPE DES VALVAIRES I

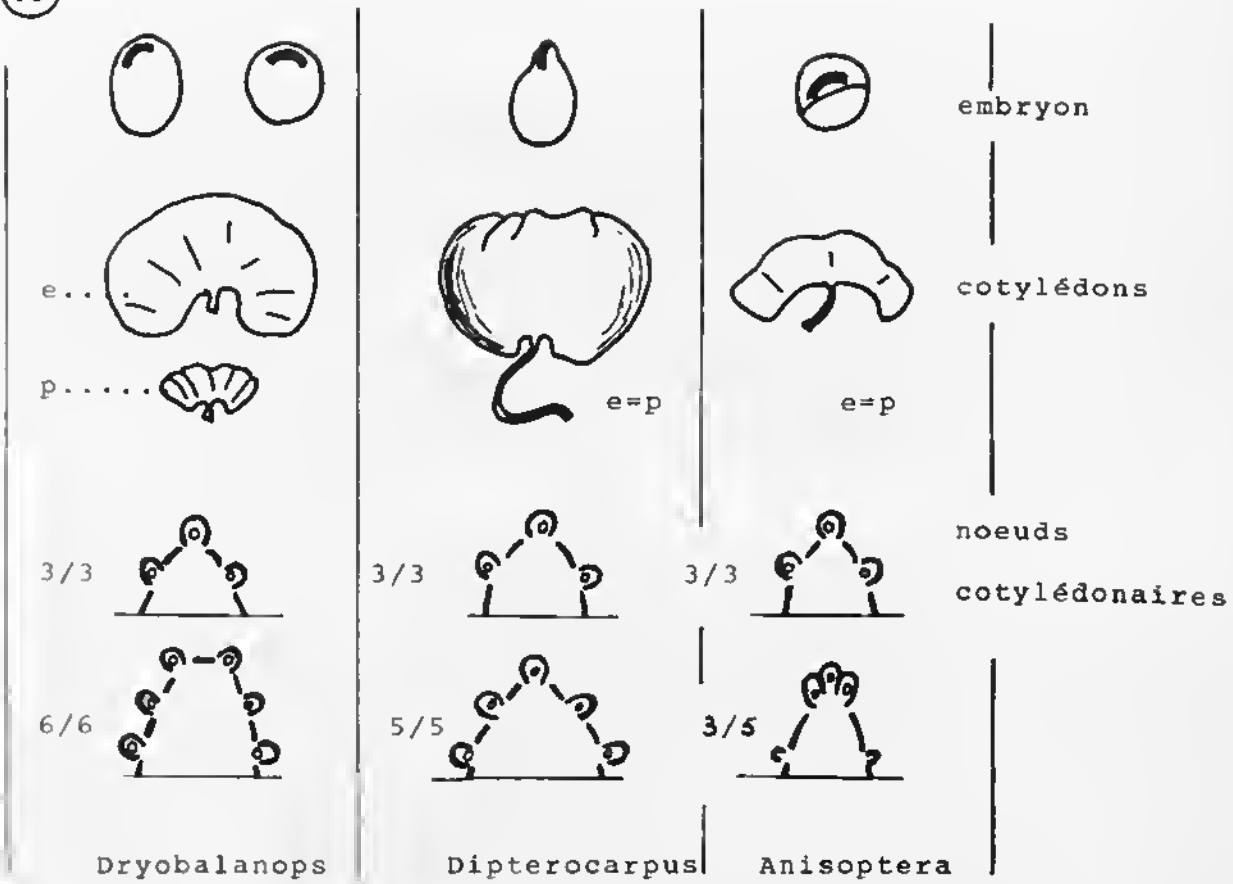


TABLEAU 15 (fig. 15)	Valvaires 1	
- fruit mûr :		
. sépales	. subvalvaires.....	valvaires
. nombre d'ailes	. 5-0	2-0
. sépales soudés en ..	. cupule	tube
- plantule :		
. cotylédons (fig. 15)	. très inégaux	subégaux
. pigment rouge	. présent	absent
. poils allongés en touffes.....	. absents	présents
groupes des	Valvaires Ia	Valvaires Ib
genres actuels	*Dryobalanops*	*Dipterocarpus, Anisoptera*
commentaires	= Dryobalanopsées H. BN. (classif. HEIM et GILG)	= Diptérocarpées HEIM (conservées par GILG)

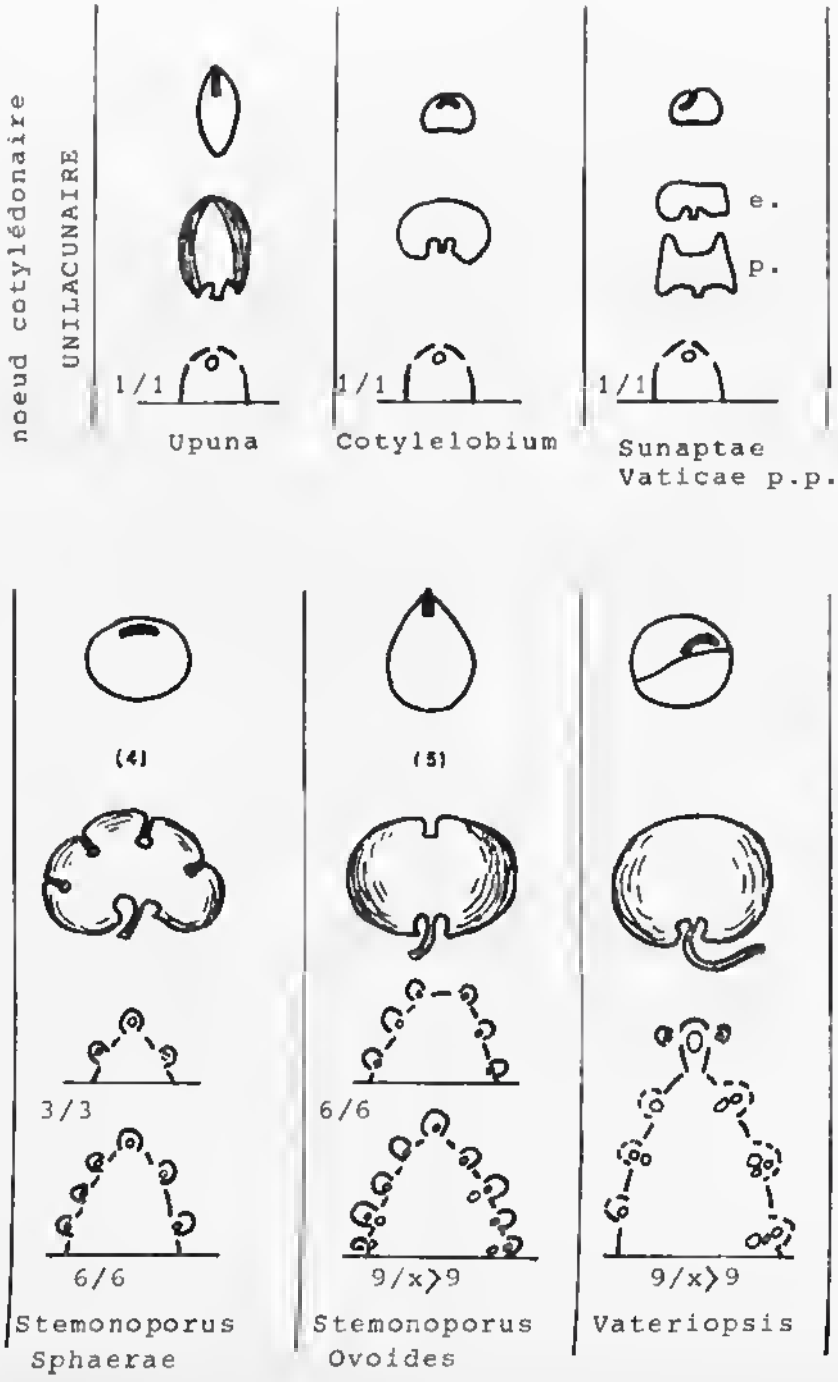
Source : MNHN, Paris

TABLEAU 16 (fig. 16) nouveau groupe des Valvaires II

- fruit mûr :					
. péricarpe	mince	mince	mince à charnu	charnu	charnu
. sépales ailés	2	2-5-0	0	0	0
. sépales parallèles au pédoncule	absents	absents	absents à rarement présents	présents	présents
- embryon-plantule :					
. cotylédons	juxtaposés	encerclants	juxtaposés	encerclants ou juxtaposés	superposés
. type cotylédonaire	*Ric.*	*Ant.*	*(Sho.) Ric.*	*Ant.*	*Ant.-Ric.*
. type stomatique (1ère feuille)	anomocytique	cyclocytique	cyclocytique	cyclocytique	cyclocytique
. type épidermique (1ère feuille)	*Vaticae*	*Sunapteae*	*Vaticae*	*Sunapteae*	*Vaticae*
nouveaux sous-groupes	IIa	IIb	IIc	IId	IIe
taxons actuels					
genres :	*Upuna*	*Cotylelobium*		*Stemonoporus*	*Vateria*
sections :		*Sunapteae Vaticae p.p.*	*Pachynocarpus Vaticae p.p.*		
Commentaires	non étudié par HEIM ni GILG	# Sunaptéées HEIM	# Vaticées HEIM	# Stemonoporées HEIM	# Vateriées HEIM
		Vaticae GILG		*Vateriae* GILG	

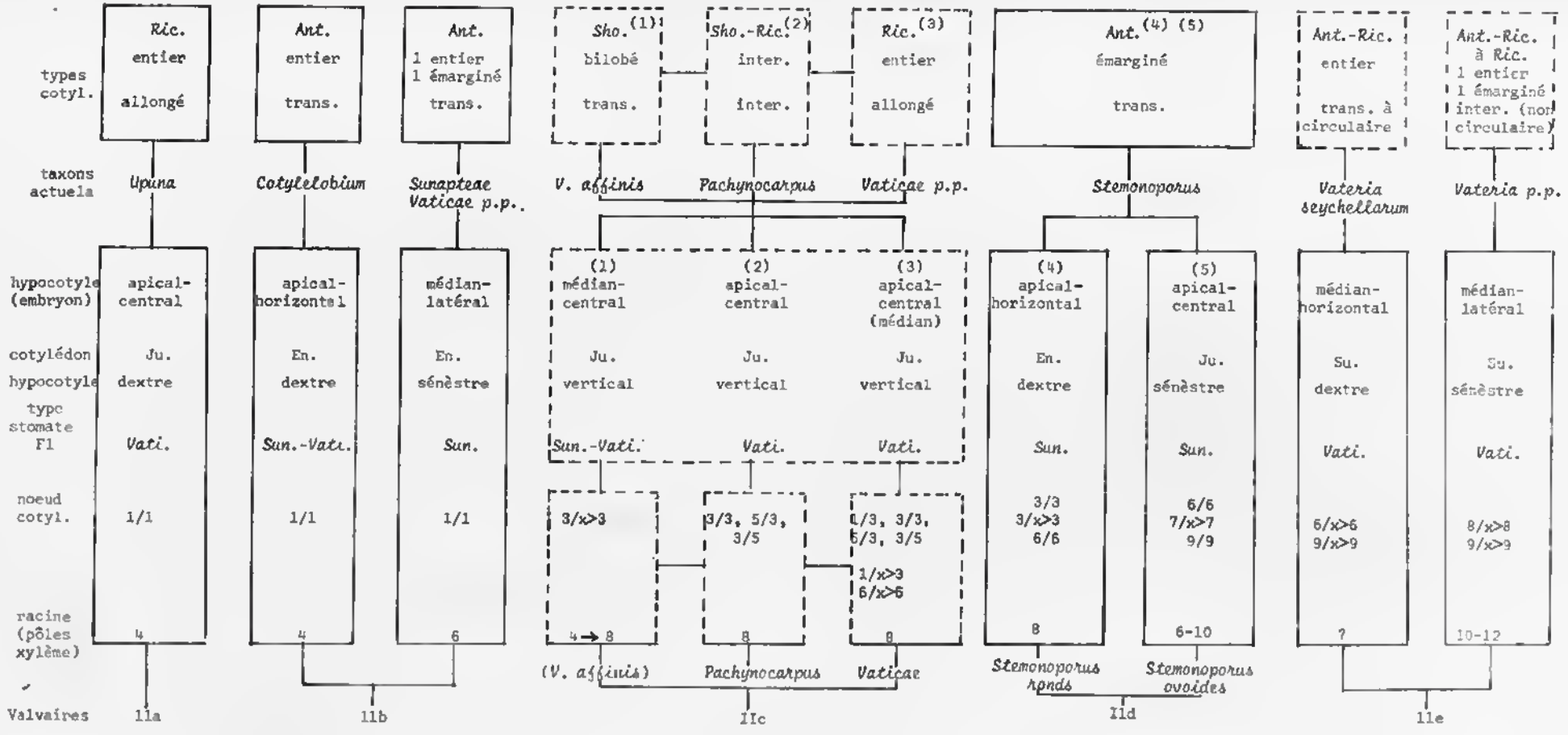
Source : MNHN, Paris

16 GROUPE DES VALVAIRES II



Source : MNHN, Paris

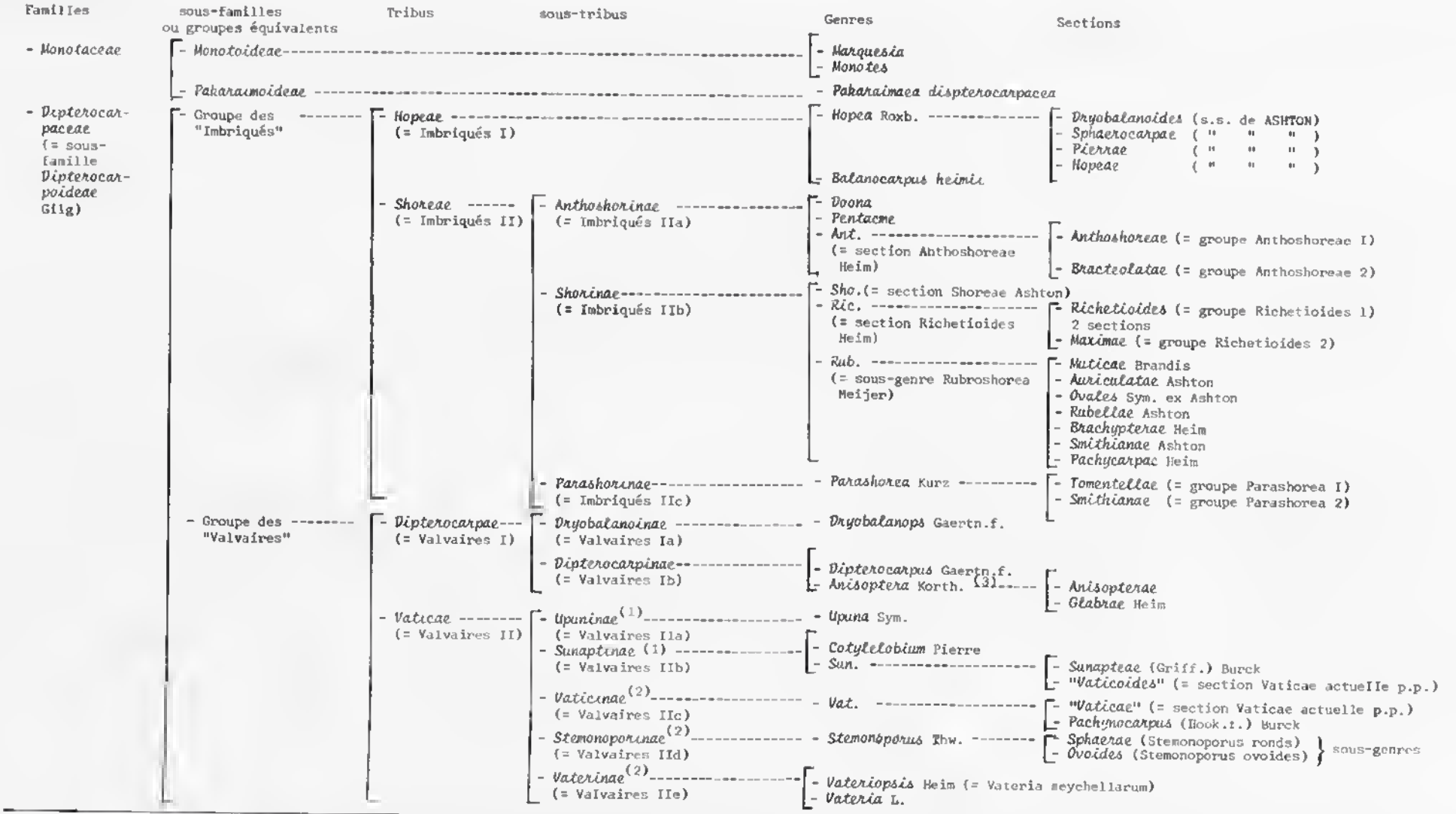
TABLEAU 17 : nouveau groupe des Valvaires II (fig. 16)



TABL. 17 (Valvaires II). — trans : transverse ; inter. : intermédiaire ; *Sho.-Ric.* : intermédiaire entre les types *Shorea* et *Richetioides* ; *Ant.-Ric.* : intermédiaire entre les types *Anthoshorea* et *Richetioides* ; Ju., En., Su. : cotylédons dans l'embryon juxtaposés (Ju.), encerclants (En.), ou superposés (Su.) ; *Vati.* : type *Vaticae*, *Sun.* : type *Sunapteae* ; *Sun.-Vati.* : type intermédiaire entre *Sunapteae* et *Vaticae* ; (1), (2), (3) : voir dessins figure 16 ; (4) et (5) : les différences entre ces 2 types d'embryons sont plus grandes qu'entre *Vateria seychellarum* et les autres *Vateria*, ne faudrait-il pas alors distinguer 2 genres dans *Stemonoporus* ?

Source : MNHN, Paris

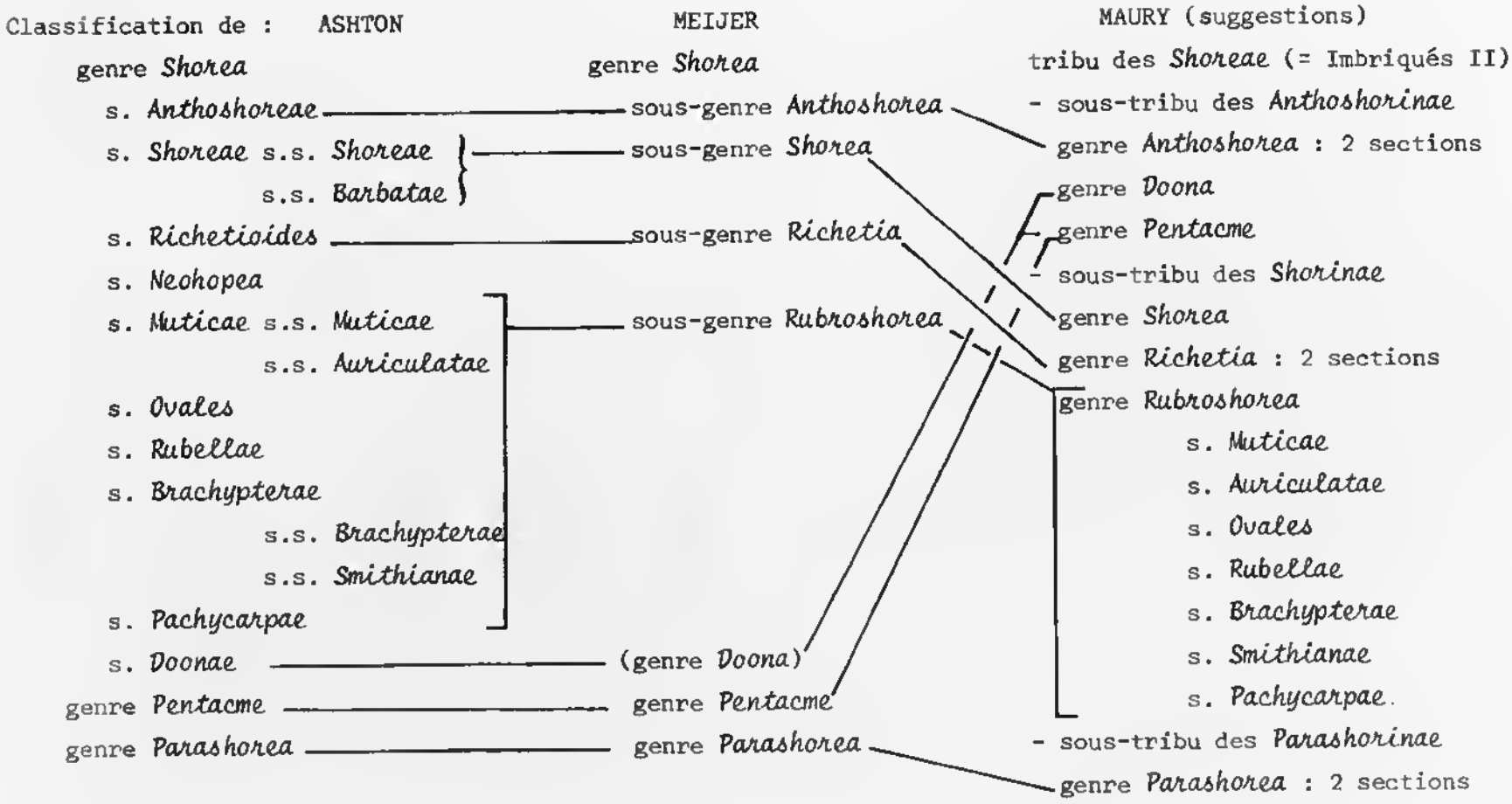
TABLEAU 1B : Classification proposée (base pour discussions)



(1) noeuds cotylédonaires UNILACUNAIRES (2) noeuds cotylédonaires MULTILACUNAIRES (3) pourrait aussi constituer une sous-tribu à part

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 19



Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20

niveaux	caractères hiérarchisés						
genres			9-10	16	18	20
sous-tribu		5-6	9-10	15-16	17	19-20
tribu		5-6		12-13-14		19
sous-famille	3		8	11-12	(17)	(19)
famille	0-1	2-3	4	7		
	G.	(P.)	E.	A.	Fr.	Cot.	Ep.

* : niveaux correspondant à la classification proposée ici (Tab. 18).

Liste des caractères :

G. = biologie de la germination :
- 0 — ouverture du fruit par éclatement ;
- 1 — croissance post-germinative des limbes.

(P.) = pollen : 2 — apertures ;
3 — structure de l'exine (publication Maury et coll., 1975) ;

E. = embryon mûr : 4 — nombre de cotylédons repliés vers l'apex ;
5 — plis des cotylédons ;
6 — hypocotyle ;

A. = anatomie de la plantule :
- 7 — présence de canaux sécréteurs ;
- 8 — dédoublement des canaux (radial/tangentiel) ;
- 9 — structure de la racine ;
- 10 — structure du nœud cotylédonaire ;

Fr. = fruit mûr :
- 11 — estivation du calice ;
- 12 — péricarpe (tissus et sillons) ;
- 13 — nombre de sépales épaissis à la base ;
- 14 — sépales réfléchis ;
- 15 — péricarpe (mince/épais) ;
- 16 — nombre d'ailes ;

Cot. = cotylédons dans la plantule :
- 17 — lobés-libres/entiers-prisonniers ;
- (17) — majorité des cas ;
- 18 — transverses/allongés ;

Ep = épidermes première feuille plantulaire :
- 19 — types stomatiques ;
- (19) — majorité des cas ;
- 20 — tricbome.

Source : MNHN, Paris

affinités avec l'ensemble de la famille : vers *Hopea*, vers *Shorea* et *Rubroshorea*, vers *Dipterocarpus et Dryobalanops*, vers *Sunapteae* et *Cotylelobium* et de là vers *Vatica*, *Stemonoporus* et *Vateria*. Les relations avec le groupe des Valvaires II (tribu proposée des *Vaticae*) sont beaucoup plus faibles cependant.

Le tableau 19 résume les correspondances entre les classifications de Ashton (1963-64-72) et Meijer (1963-64) et le groupe des Imbriqués II tel qu'il est présenté ici (tab. 17).

Les faits les plus marquants de ce travail sont probablement les affinités qui apparaissent entre les sections ou genres *Anthoshorea*, *Doonae* et *Pentacme*, et entre *Cotylelobium*, *Sunapteae* et une partie de l'actuelle section *Vaticae*.

Tout aussi importantes sont les grandes différences qui existent entre *Sunapteae-Vaticae p.p.* et les autres espèces de l'actuel genre *Vatica*, elles justifieraient l'éclatement du genre actuel.

Les caractères utilisés dans ce travail se hiérarchisent de la façon suivante : cf. tab. 20.

Il est important que des corrélations existent entre les caractères du pollen, du calice fructifère, de la plantule et qui plus est des nombres chromosomiques, de l'anatomie du bois secondaire et des substances chimiques des troncs adultes car ces caractères sont fonctionnellement indépendants. Des résultats comparables ont été également obtenus dans d'autres familles telles que, par exemple, les Ombellifères (Cerveau-Larrival, 1962) ou les Renonculacées (Décamps, 1976).

RÉFÉRENCES

Ashton P. S., 1963. — Taxonomic Notes on Bornean Dipterocarpaceae. *Gard. Bull., Singapore*, **20** (3) : 229-284.

Ashton P. S., 1964. — A manual of the Dipterocarp trees of Brunei State. Oxford Univ. Press.

Ashton P. S., 1967. — Taxonomic Notes on Bornean Dipterocarpaceae, III. *Gard. Bull., Singapore*, **22** (2) : 259-252.

Ashton P. S., 1972. — Precursor to a taxonomic revision of Ceylon Dipterocarpaceae. *Blumea*, **20** (2) : 357-366.

Bisset N. G. et coll., 1966. — Études chimiotaxonomiques dans la famille des Diptérocarpacées. II. *Phytochemistry*, **5** : 865-880.

Bisset N. G. et coll., 1967. — Études chimiotaxonomiques dans la famille des Diptérocarpacées. III. *Phytochemistry*, **6** : 1395-1405.

Bisset N. G. et coll., 1971. — Constituants sesquiterpéniques et triterpéniques des résines du genre *Shorea*. *Phytochemistry*, **10** : 2451-2463.

Brandis D., 1895. — An enumeration of the *Dipterocarpaceae*. *J. Linn. Soc. Bot.*, **31** : 1-148.

Burkill I. H., 1917-1925. — Notes on Dipterocarps. *Journ. Straits Branch R. A. Soc.*, 1917, **75** (1) : 43-48 ; **76** (2) : 161-167 ; **79** (3) : 39-44. 1920, **61** (4-5) : 49-78. 1923, **1** (9) : 218-222. 1925, **3** (10) : 4-9.

Cerceau-Larrival M. Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. B, Bot., **14** : 1-166. Thèse Doct. État Fac. Sc. Toulouse.

Décamps O., 1976. — Ontogenèse des Renonculacées. Essais d'utilisation de méthodes quantitatives. Thèse Doct. État Sc. Nat. Toulouse : 1-311.

Gilg E., 1925. — *Dipterocarpaceae* in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 2, Aufl., **21** : 237-269.

Diaz M. A. et coll., 1966. — Constituants des résines de *Dipterocarpus* vietnamiens. *Vietnam Chim. Acta* : 79-85.

Diaz M. A. et coll., 1966. — Études chimiotaxoniques dans la famille des Diptérocarpacées. I. *Phytochemistry*, **5** : 855-863.

Gottwald H. et Parameswaran N., 1964. — Vielfache Gefässdurchbrechungen in der Familie *Dipterocarpaceae*. *Z. Bot.*, **52** (4) : 321-334.

Source : MNHN, Paris

Gottwald H. et Parameswaran N., 1966. — On the taxonomic status of *Vateria seychellarum* Dyer based on anatomical evidence. *Taxon*, **15** (5) : 184-186.

Gottwald H. et Parameswaran N., 1968. — Das sekundäre Xylem der Familie *Dipterocarpaceae*, anatomische Untersuchungen zur Taxonomie und Phylogenie. *Bot. Jb.*, **85** (3) : 410-508.

Heim F., 1892. — Sur un nouveau genre de Diptérocarpacées : *Vateriopsis seychellarum* Heim ; *Vateria seychellarum* Dyer, in Baker. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **39** : 149-154.

Heim F., 1892. — Recherches sur les Diptérocarpacées. Thèse, Paris : 1-186 et planches.

Jong K. and Lethbridge A., 1967. — Cytological studies in the *Dipterocarpaceae*, I. Chromosomes numbers of certain malaysian genera. *Notes R. bot. Gdn. Edinb.*, **27** : 175-184.

Jong K. and Taylor, 1978. — Cytological studies in the Dipterocarpaceae. II (in prép.).

Maguire B. et coll., 1977. — *Pakaraimoideae*, *Dipterocarpaceae* of the western hemisphere. *Taxon*, **26** (4) : 341-385.

Maury-Lechon G., 1978 (sous-presse). — Diptérocarpacées : du fruit à la plantule. *Thèse Doct. État Sc. Toulouse*, I : 1-432, II : 1-344.

Maury G., Muller J. et Lugardon B., 1975. — Notes on the morphology and fine structure of the exine of some pollen types in *Dipterocarpaceae*. *Rev. Palaebot. Palynol.*, **19** : 241-289.

Meijer W., 1963. — Notes on Borneo *Dipterocarpaceae*. *Acta Bot. Neerl.*, **12** : 319-353.

Meijer W. and Wood G. H. S., 1964. — Dipterocarps of Sabah (North Borneo). *Sabah Forest Record N° 5*, Forest Department, Sandakan : 1-344.

Oldrisson G., 1977. — Chimie-Taxonomie des Diptérocarpacées (communication publiée dans ce mémoire).

Source : MNHN, Paris

UTILISATION DE L'ANALYSE MULTIFACTORIELLE DES CORRESPONDANCES POUR L'ÉTUDE DES CARACTÉRES DES FRUITS-GERMINATIONS, EMBRYONS ET PLANTULES DE DIPTÉROCARPACÉES

Géma Maury-Lechon * et Jean-François Ponge *.

Résumé — Le principe de cette méthode d'analyse multifactorielle est exposé, ainsi que les procédés de codage et de transformation des données utilisées. Les graphiques réalisés à l'aide des résultats de l'analyse sont décrits. L'exposé se termine par quelques considérations sur l'emploi de l'analyse multifactorielle dans une étude phylogénique et l'importance des formes cotylédonaires.

Summary — The principle of this method of multifactorial analysis and the coding and converting processes of the employed data, are reviewed. Diagrams resulting from this analysis are described. Some considerations are given on the utilisation of the multifactorial analysis within a phylogenetic study, and on the importance of cotyledonary shapes.

I. — Introduction.

L'analyse des correspondances (Lebart et Fenelon, 1973 ; Benzecri et collaborateurs, 1973) est une méthode d'analyse multifactorielle maintenant largement utilisée en taxonomie numérique, notamment pour l'étude de la morphologie végétale (Brunerye, Gorenflot et Roux, 1969 ; Blaise, Briane et Lebeaux, 1973 ; Decamps, 1976). L'étude des organes embryonnaires ou conservant des caractéristiques embryonnaires (tels que les plantules) doit normalement conduire à une meilleure différenciation des lignées puisque les phénomènes de convergence liés à la spécialisation écologique sont moins marqués à ce niveau (Stebbins, 1974, p. 100). Si le systématicien est amené à choisir un certain nombre de caractères qui lui paraissent plus discriminants ou, au contraire, permettent d'établir les filiations, il reste à valider un tel choix par une analyse prenant en compte un nombre beaucoup plus élevé de caractères. C'est ce qui a été tenté dans le présent travail.

II. — Méthode utilisée : l'analyse des correspondances.

A. — Principe :

L'analyse des correspondances est un cas particulier d'analyse multifactorielle. Elle tend à supplanter, notamment en France, l'analyse en composantes principales (*principal component analysis*) qui était précédemment la plus connue et la plus utilisée (essentiellement pour des raisons de commodité d'interprétation des graphiques et de souplesse dans le choix des données). Primitivement destinée

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

FIG. 1

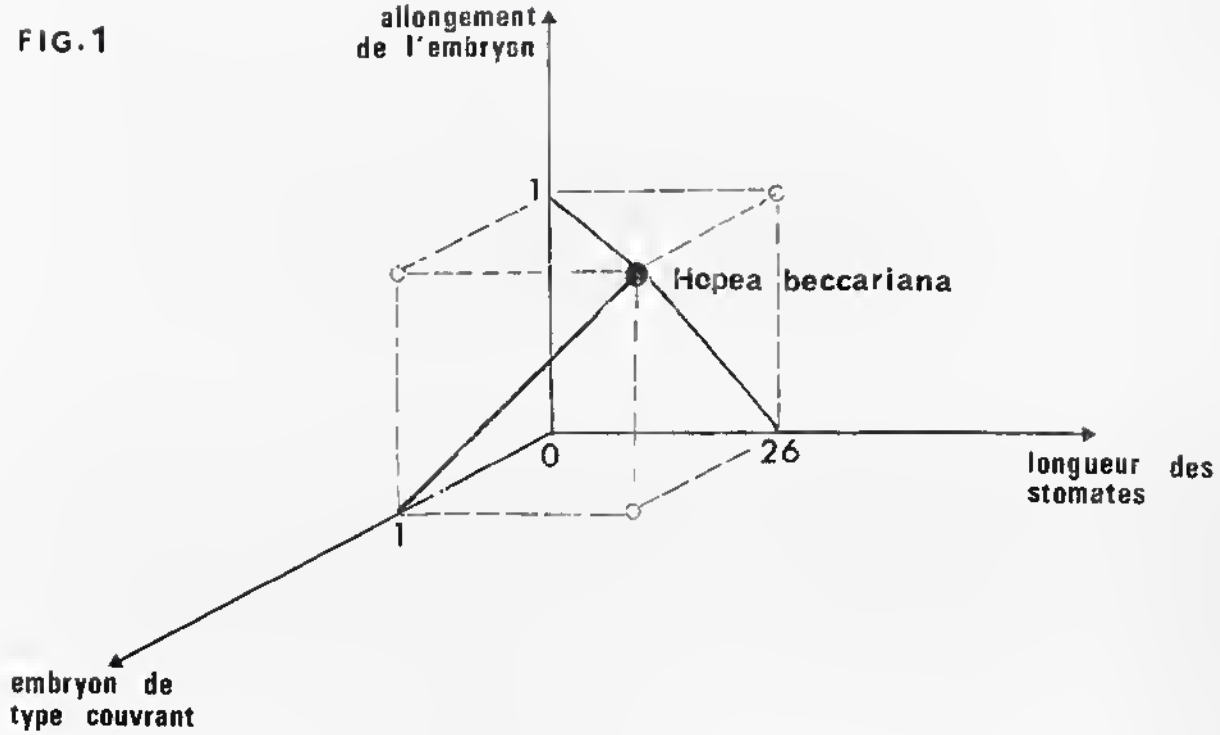


FIG. 2

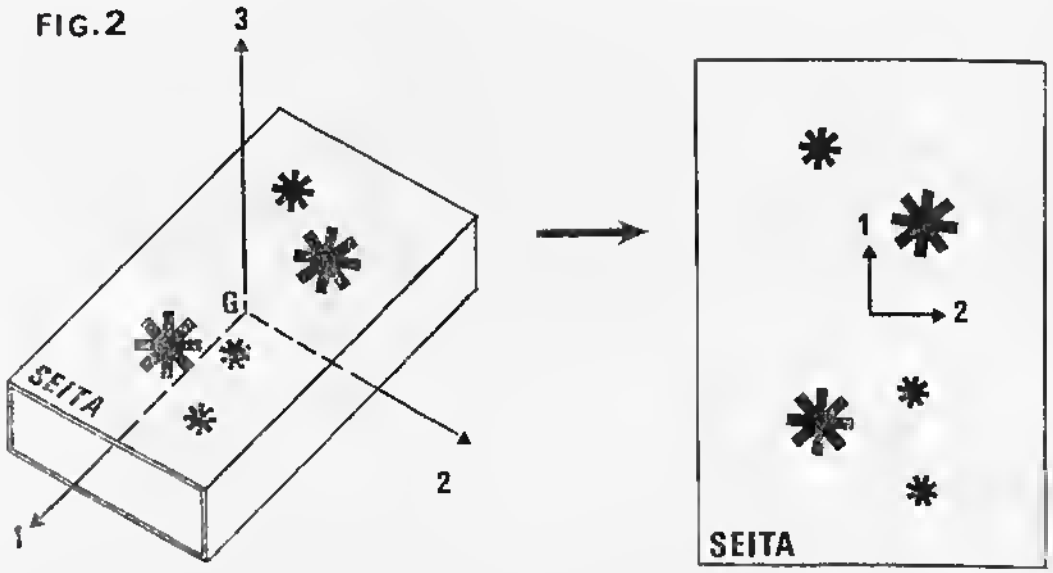


FIG. 1. — Représentation géométrique d'une espèce décrite par trois caractères (le schéma ne tient pas compte des échelles).

FIG. 2. — Recherche des axes principaux d'inertie d'un objet tridimensionnel simple et représentation dans le plan des axes 1 et 2.

Source : MNHN, Paris

à l'étude des tableaux de fréquences, notamment en linguistique, puis en écologie et en sociométrie, elle a été étendue à toutes sortes de données de nature différente (notations, données de mesure ou de présence-absence). L'exposé complet de cette méthode nécessitant des développements mathématiques assez longs, seuls les principes généraux en seront exposés, les lecteurs plus curieux (et tant soit peu au fait des statistiques et de l'informatique) sont donc renvoyés aux ouvrages précédemment cités.

Comme toutes les méthodes d'analyse factorielle, l'analyse des correspondances traite des tableaux de description à double entrée, représentés mathématiquement par des matrices de vecteurs de description. Dans le cas présent, c'est un tableau croisant des espèces et les caractères qui est utilisé. Si l'on veut représenter géométriquement l'ensemble de ces données, on peut construire le nuage des espèces dans un espace possédant autant de dimensions qu'il y a eu de caractères pris en compte. La figure 1 représente un exemple simplifié, puisqu'il s'agit d'une seule espèce décrite par trois caractères.

Lorsque l'on étudie, comme ici, un nombre élevé de caractères, on voit que cette construction défie l'imagination et est parfaitement ininterprétable. Or il existe entre ces variables (caractères) bon nombre de corrélations, plus ou moins marquées, mais qui permettent de réduire à quelques grands facteurs de variation l'ensemble des disparités entre les espèces. Pour cela, l'analyse recherche les axes principaux d'inertie du nuage ainsi construit (avec une mesure de distance appropriée, comme cela sera expliqué plus loin), de manière à mettre en évidence les principales directions d'allongement, qui vont servir à représenter le nuage dans un nouveau système d'axes, en le déformant le moins possible, c'est-à-dire en conservant la majeure partie de l'information initiale. Ces axes d'inertie, orthogonaux deux à deux et passant par le centre de gravité du nuage sont appelés axes factoriels. Le premier de ces axes correspond à la direction générale d'allongement du nuage, le second forme avec le précédent un plan correspondant au plan d'aplatissement du nuage, le troisième forme avec les deux autres le sous-espace ajustant au mieux le nuage multidimensionnel de départ, etc...

On peut avoir une image de ces axes en observant un objet tridimensionnel simple, et en cherchant la meilleure façon de le représenter dans un plan (fig. 2). Les axes 1, 2 et 3 sont les axes principaux d'inertie, minimisant le moment d'inertie de l'objet. L'axe 1 est l'axe d'allongement de la boîte, le plan des axes 1 et 2 est le plan d'aplatissement, la projection de l'objet sur ce plan permet la meilleure représentation possible. C'est un procédé bien connu en dessin industriel.

L'analyse factorielle n'effectue pas ces opérations sur le nuage des espèces ainsi construit. La mesure de distances entre deux espèces, utilisée en analyse en composantes principales, est $d^2 = 2\,(1\text{-}r)$, r étant le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson. Cela revient à calculer la distance euclidienne habituelle sur des données centrées et réduites. En analyse des correspondances, c'est la distance du chi-carré généralisé qui est mesurée entre deux espèces, chacune étant considérée comme une distribution de fréquences (rappelons que cette analyse a été conçue pour traiter des données de fréquence, il s'agit ici d'une extension de la méthode). Le choix de cette mesure permet une grande stabilité de l'analyse ; par exemple, si un organe a été l'objet de nombreuses mesures, et un autre d'une seule, cela ne déséquilibrera pas l'analyse.

B. — Représentation graphique :

Les points représentant les espèces sont projetés sur les plans réfléchis par les axes factoriels 1, 2, 3, etc... (autant que l'on juge nécessaire pour extraire toute l'information utile des données). Dans le cas présent, l'interprétation a porté jusqu'au troisième axe. L'espace de départ à n dimensions a donc été ajusté à un sous-espace à trois dimensions. L'origine et la direction des axes sont figurées au centre du graphique. L'origine correspond au centre de gravité du nuage des espèces et non à l'origine des axes de départ (valeur 0 pour chaque caractère), donc à la valeur moyenne pour chaque caractère.

On peut représenter sur ces graphiques les points correspondant aux caractères. En effet, de même que l'on a construit le nuage des espèces dans l'espace des caractères, on peut construire un

Source : MNHN, Paris

FIG. 3

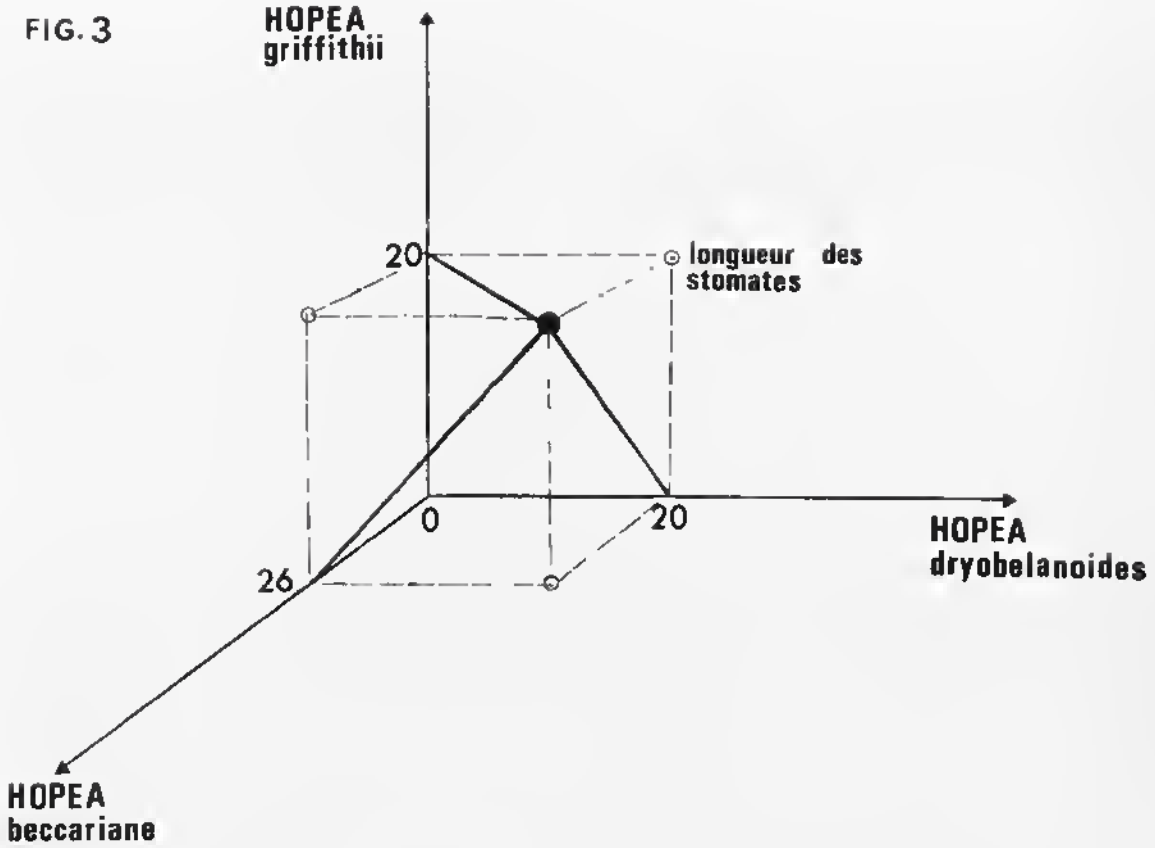


FIG. 4

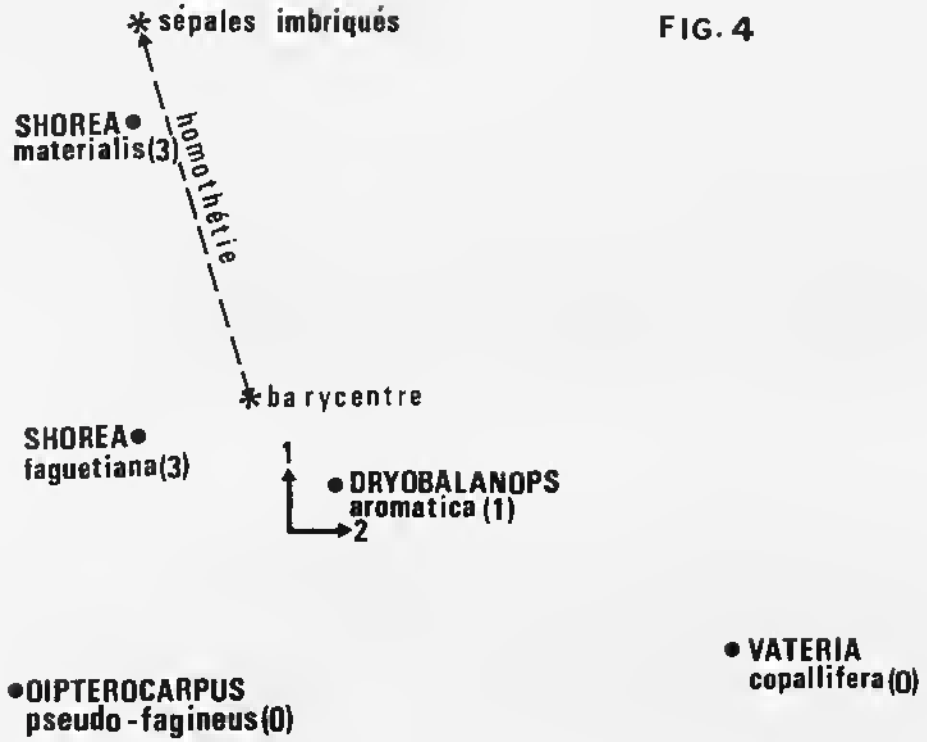


Fig. 3. — Représentation géométrique d'un caractère décrivant trois espèces.

Fig. 4. — Représentation simultanée dans un plan factoriel de 5 espèces et 1 caractère ; le nom de chaque espèce est suivi de la valeur prise par le paramètre décrivant ce caractère.

Source : MNHN, Paris

nuage de points représentant les divers caractères dans l'espace des espèces. La figure 3 représente un exemple de trois espèces avec un seul caractère.

L'analyse portant sur le nuage des caractères fournit de même un centre de gravité et des axes factoriels. On démontre qu'il existe une relation simple entre les deux systèmes d'axes issus de l'une et de l'autre analyse : si l'on reporte les caractères sur le graphique des espèces, chaque caractère se trouve à une homothétie près (la même pour tous les points) au barycentre des espèces (si l'on affecte chaque espèce d'une masse égale à la valeur du paramètre décrivant le caractère chez cette espèce). La figure 4 montre le rapport entre espèces et caractères pour un exemple simple, avec 1 caractère et 5 espèces. On voit que le caractère « sépales imbriqués » vient se placer au milieu des espèces chez lesquelles l'imbrication des sépales est (en moyenne) la plus marquée. De même, à la même homothétie près, les espèces sont situées au barycentre des caractères. Espèces et caractères jouent donc le même rôle vis-à-vis des axes factoriels et peuvent donc être représentés simultanément.

C. — Codage des données :

Trois types de données ont été utilisés :

— données de mesure. Par exemple, la longueur des stomates exprimée en microns.

— données de présence-absence. Il s'agit de quantifier la présence ou l'absence d'un caractère. Par exemple, le caractère « sépales réfléchis » : le paramètre vaut 0 si le caractère est absent (sépales appliqués), 1 si le caractère est présent (sépales réfléchis). Lorsqu'il se présente des intermédiaires, par exemple pour le caractère « sépales imbriqués », le codage est assoupli, de manière à traduire la progression dans la présence ou l'absence du caractère. Pour ce caractère, 4 états ont été distingués :

0 = sépale valvaire,
1 = sépale valvaire mais traces d'imbrication,
2 = sépales imbriqués mais imparfaitement,
3 = sépales imbriqués.

— données morphologiques complexes. Lorsque la forme d'un organe était trop complexe pour être décrite par un seul paramètre, autant de paramètres ont été créés qu'il était nécessaire pour traduire le phénomène. Prenons l'exemple du développement des ailes sur les sépales des fruits. Il existe des espèces dont les fruits ne possèdent pas d'ailes, d'autres qui en possèdent 2, d'autres qui en possèdent 5. Mais, dans toutes ces catégories, il existe tous les intermédiaires entre l'absence complète et le fort développement d'une aile, celui-ci pouvant d'ailleurs être inégal selon les sépales. Chaque sépale a donc été indexé (du plus externe vers le plus interne) et le développement de l'aile a été quantifié (4 états : échelle de 0 à 3) pour chacun des sépales. Ceci se justifie car dans un même groupe d'espèces, ce sont toujours les mêmes sépales qui sont affectés par le développement d'une excroissance en forme d'aile. 5 paramètres devraient donc décrire ce caractère complexe. En réalité, 3 d'entre-eux seulement ont été retenus, car les sépales 1 et 2 d'une part, 4 et 5 d'autre part, sont identiques en ce qui concerne le développement de l'aile.

Il est conseillé, lorsque l'on travaille sur de telles données, de dédoubler les variables. En effet, sur les graphiques, un caractère se situe à proximité des espèces chez lesquelles le paramètre décrivant ce caractère présente (en moyenne) la plus forte valeur. Or, dans ce cas, on ne sait pas où se trouvent les espèces chez lesquelles sa valeur est la plus faible. Il faut donc créer un paramètre conjugué (C-x, C étant une constante, x le paramètre initial) ayant une forte valeur lorsque le paramètre initial a une faible valeur.

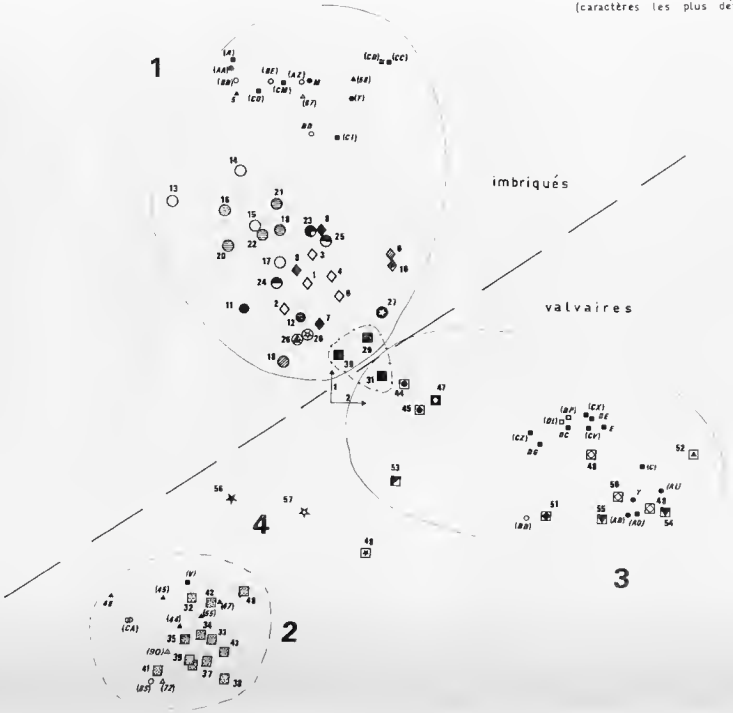
D. — Transformation des données :

Les divers caractères, tels qu'ils ont été codés, possèdent des variantes (dispersion autour de la moyenne) très différentes, ce qui est dû uniquement au choix d'une échelle de mesure, donc sans

Source : MNHN, Paris

FIG. 5 Analyse totale (morphologie, phytodermologie, anatomie). POSITION des ESPECES et CARACTERES
axes 1–2

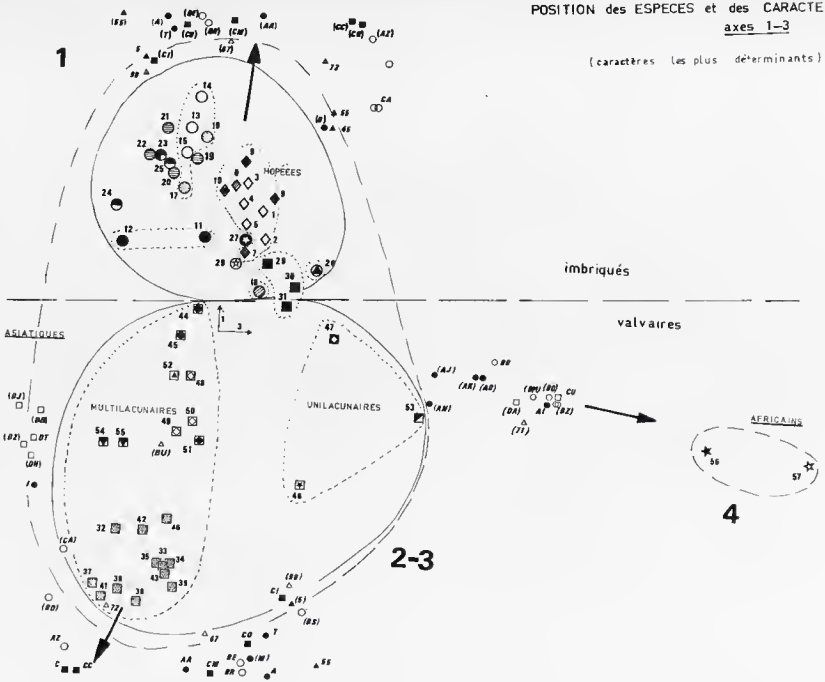
(caractères les plus déterminants)



Légende en fin d'article, après les références

Source : MNHN, Paris

FIG. 8 Analyse totale (morphologie, phytodermologie, anatomie).

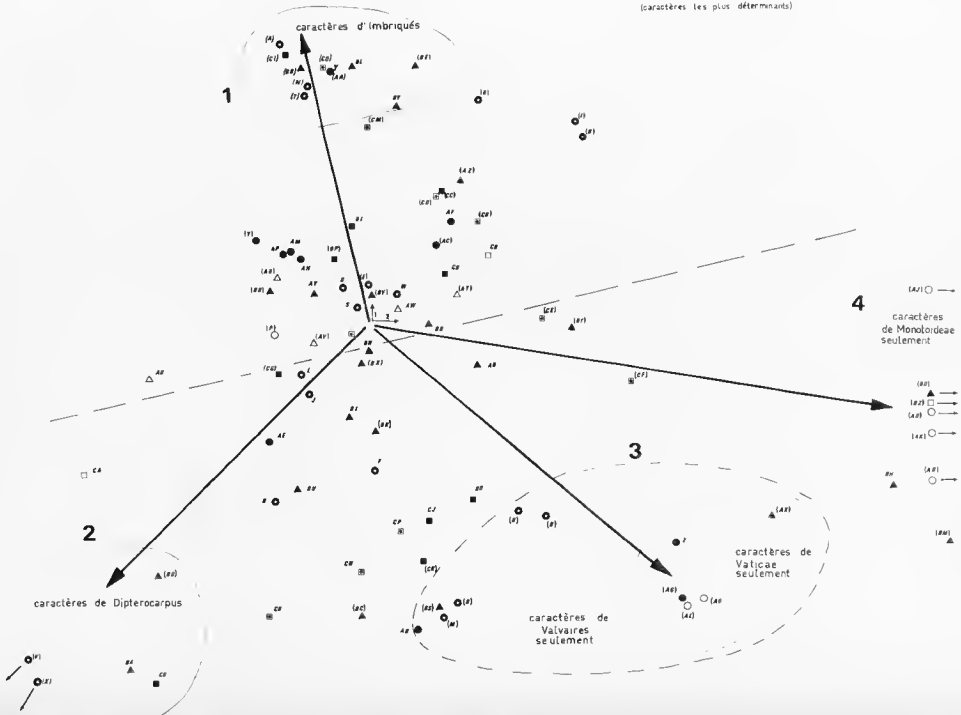


Légende au dos, à rotule, après les références

Source : MNHN, Paris

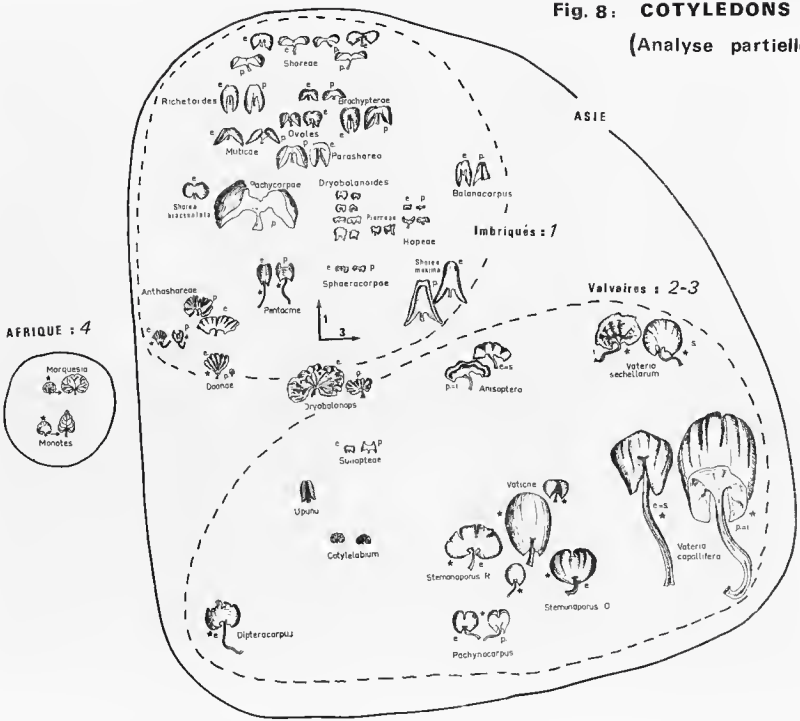
FIG. 7 Analyse partielle (morphologie fruits embryons plantules) POSITION des CARACTERES axes 1–2

(caractères les plus déterminants)



Légende en fin d'article, après les références

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

signification biologique. Or, la distance d'un caractère à l'origine des axes factoriels dépend de la variance, ce qui entraîne une dispersion très grande des points sur le plan. Le même phénomène ne se produit pas pour les espèces, car leur variance est toujours du même ordre de grandeur, les espèces affines sont donc groupées sur le graphique alors que les caractères correspondants sont très dispersés. pour remédier à cet inconvénient, il a été envisagé de ramener la variante des paramètres à une valeur constante. Les données ont donc été, pour chaque paramètre, centrées et réduites (moyenne 10 et variance 1). La distance des caractères à l'origine, dans un plan factoriel, dépend alors uniquement de la saturation en l'un ou l'autre des deux facteurs correspondant à ce plan. Les graphiques sont ainsi beaucoup plus lisibles, sans que le résultat de l'analyse soit changé en ce qui concerne les espèces.

III. — Résultats.

Dans le sous-espace formé par les trois premiers axes factoriels, on observe 4 groupes d'espèces, les trois premiers se trouvant étalés dans le plan des axes 1 et 2, le quatrième étant éloigné des trois autres le long de l'axe 3 et se projetant non loin de l'origine dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 5 et 6).

La figure 7 représentant le nuage des caractères dans le plan des axes 1 et 2 montre l'existence de 4 grands axes d'étirement du nuage. Ces axes correspondent aux caractères les plus déterminants et expliquent l'existence des 4 groupes d'espèces. Cette figure 7 ne concerne que les seuls caractères morphologiques (analyse partielle). Les figures 5 et 6 portent sur les caractères morphologiques, phytodermologiques et anatomiques (analyse totale).

A. — Groupe 1 :

Il comprend les genres *Shorea*, *Hopea*, *Balanocarpus*, *Parashorea*, *Pentacme* et *Dryobalanops*. Bien que ce caractère ne figure pas dans l'analyse, c'est le nombre chromosomique (n = 7) qui distingue ce groupe des autres (n = 11), à l'exception peut-être des genres *Marquesia* et *Monotes* pour lesquels il n'est pas encore connu avec certitude. Le genre *Dryobalanops* est proche de l'origine des axes et se trouve en partie dans le groupe 2 (espèce 29, 30, 31 : fig. 5 et 6).

Les deux genres les plus caractéristiques de ce groupe sont *Hopea* et surtout *Shorea*, avec les espèces *S. materialis* (14), *S. flava* (13) et *S. glauca* (16) appartenant toutes trois à la section *Shoreae*. Le genre *Shorea* se trouve d'ailleurs réparti tout au long de ce groupe, l'espèce la plus proche de l'origine des axes (donc la moins différenciée) étant *S. talura* (18) (section *Anthoshoreae*), la plus éloignée (donc la plus différenciée) étant *S. materialis* (section *Shoreae*).

Les caractères associés à ce groupe sont, en commençant par les plus éloignés de l'origine des axes (donc les plus caractéristiques : fig. 5) :

— sépales imbriqués (A) : ce caractère est présent dans tous les genres de ce groupe, à l'exception du genre *Dryobalanops* (cependant *D. aromatica* présente une trace d'imbrication parfois),
— téguments du péricarpe rigides (AA) : présents dans tous les genres de ce groupe ; présents aussi dans le genre *Marquesia*, qui appartient au groupe 4,
— présence de chlorophylle dans les cotylédons après la germination (CQ),
— cotylédons libres (CC),
— embryon de type couvrant (BR) : présent dans toutes les espèces du groupe, sauf les genres *Parashorea* (27), *Dryobalanops* (29-30-31) et *Shorea macrophylla* (26) : (cette dernière espèce est d'ailleurs proche de l'origine des axes, donc peu différenciée dans le sens du groupe 1) ; présent aussi chez *Vatica maingayi* du groupe 3 (en réalité intermédiaire entre couvrant et encerclant), espèce qui est la plus proche de l'origine des axes dans le genre *Vatica*,
— implantation basale de l'hypocotyle (BE) dans l'embryon : ce caratère n'est pas constant, mais c'est dans ce groupe que l'on trouve les implantations les plus basales,
— cellules voisines des stomates recloisonnées (56),

Source : MNHN, Paris

— présence de chlorophylle dans les cotylédons avant la germination (CM),
— Stomates enfoncés dans l'épiderme 5,
— sépales des fruits libres à base M,
— hypocotyle latéral (AZ),
— présence de pigments rouges dans les cotylédons après la germination (CO),
— présence de poils capités à tête aplatie avec 4 cellules (trichome épiderme inférieur) (67),
— bases des sépales des fruits épaissies (T),
— hypocotyle non vertical BD,
— cotylédons lobés (CI), etc...

Il faut noter que ces caractères définissent en moyenne le groupe, mais des exceptions peuvent se présenter. La position d'une espèce dépend de l'ensemble des caractères qu'elle possède, de même la position d'un caractère dépend de l'ensemble des espèces chez lesquelles il est présent.

Les caractères les plus déterminants, pour le groupe 1, sont ceux des fruits : (A), (AA), et de la plantule : (CQ), (CC), avec une légère prédominance pour l'estivation du calice (A), puis un niveau égal pour les autres caractères. Vient ensuite l'embryon : (BR), (BE) et, après seulement, les épidermes des plantules : (56), 5. (67) et les autres caractères des fruit, plantule et embryon.

B. — Groupe 2 :

Il s'agit du genre *Dipterocarpus*. Le genre *Upuna* (46) est en position intermédiaire entre ce groupe et le groupe 3. L'espèce la plus éloignée de l'origine des axes est *Dipterocarpus pseudo-fagineus* (41), la plus proche étant *D. penangianus* (40), mais le groupe est très homogène et l'on n'observe pas un échelonnement des espèces comme dans le genre *Shorea*.

Ce groupe est défini en moyenne par les caractères suivants (fig. 5) :

— embryon de type encerclant (BS),
— présence de poils capités en massue (trichome épiderme inférieur (72) et supérieur (90)),
— radicule passant par un pore (CA),
— absence du type stomatique cyclo-tétracytique 48,
— présence des types stomatiques anomocytique -normal (44), anomo-staurocytique (45) et aniso-tétracytique (55),
— absence du type stomatique cyclo-staurocytique (47),
— excroissances sur les bords des sépales des fruits (V), etc...

Pour ce groupe ce ne sont plus les caractères du fruit mais ceux de l'embryon : (BS), et de l'épiderme de la plantule : (72), (90), 48, (44), (45), (55), (47), qui dominent. L'isolement du groupe 2 est ici accentué par l'absence des caractères palynologiques que l'analyse mathématique n'a pu prendre en compte (nombre d'espèces étudiées insuffisant). Dans l'analyse qualitative qui incorpore la totalité des caractères étudiés le genre *Dipterocarpus* est bien moins isolé, bien qu'il apparaisse aussi comme un groupe particulier.

C. — Groupe 3 :

Ce groupe (fig. 5) comprend les genres *Vateria* (52), *Stemonoporus* (54-55), *Vatica* (48-49-50), *Anisoptera* (44-45) et *Cotylelobium* (53). Le genre le moins différencié est *Anisoptera* (très proche du genre *Dryobalanops*, sans qu'il y ait de frontière nette avec le groupe 1). Il faut remarquer que *Vatica maingayi* (47) est relativement proche de l'origine des axes, alors que *V. papuana* (49), *V. wallichii* (50) et *V. affinis* (48) en sont éloignés : on a là le même phénomène que dans le genre *Shorea*, bien que les espèces soient moins nombreuses. L'isolement de *V. maingayi* (section *Sunapteae* actuelle) est peut-

Source : MNHN, Paris

être accentué par le petit nombre d'espèces de *Vatica* disponibles pour cette analyse, mais ses caractères embryonnaires et plantulaires sont réellement différents de ceux des trois autres espèces étudiées.

Les caractères distinguant ce groupe sont les suivants (fig. 5) :

— présence de sillons sur le fruit (AL),
— fruit possédant une symétrie d'ordre 3 (AO),
— présence de lignes d'ouverture sur le fruit (AG),
— sépales des fruits réfléchis (C),
— téguments du péricarpe souples Y,
— sépales n° 1 des fruits sans aile E,
— embryon de type juxtaposé (BU),
— F3 présente au 1er nœud de la plantule (CV),
— entre-nœud F3-F4 non développé DE,
— F4 présente au 1er nœud de la plantule (CX),
— entre-nœud F2-F3 non développé DC,
— nombre maximum de canaux dans la bréche principale du nœud cotylédonaire grand (DP),
— nombre total de canaux supérieur au nombre de brèches (nœud cotylédonaire) (DL),
— F5 présente au 1er nœud de la plantule (CZ),
— entre-nœud F4-F5 non développé DC, etc...

Dans ce groupe les caractères du fruit dominent sur ceux de l'embryon et de la plantule.

D. — Groupe 4 :

Il s'agit des deux genres africains *Marquesia* (56) et *Monotes* (57) (les autres genres étudiés étant asiatiques). Le genre *Colylelobium* (53) et le genre *Upuna* (46) et, dans une moindre mesure, *Vatica maingayi* (47 : section *Sunapteae*) sont les seuls taxons (tous du groupe 3) à présenter quelque ressemblance avec les genres africains.

Les caractères suivants sont associés à ce groupe (fig. 6) :

— F2 absente au 1er nœud de la plantule CU,
— graine protégée par ses téguments (BZ),
— ouverture du fruit sans éclatement AI,
— cotylédons extérieur (BO) et placentaire (BM) repliés dans l'emhryon,
— entre-nœud F1-F2 développé (DA),
— embryon de type juxtaposé (BU),
— présence de poils capités à tête sphérique (trichome épiderme inférieur) (71),
— cotylédon placentaire atteignant la base de l'embryon (BG,
— fruit indéhiscent (AK) (uniquement dans le genre *Monotes*),
— fruit présentant une symétrie d'ordre 4 (AQ) (uniquement dans le genre *Monotes*),
— fruit déhiscent (AJ) (uniquement dans le genre *Marquesia*), etc....

Ici les trois types de caractères de la plantule, de l'embryon et des fruits, sont presque aussi déterminants mais il y a une légère prédominance des deux premiers.

IV. — Conclusions.

On peut se poser la question de l'utilité de l'analyse des correspondances pour aborder la phylogénèse d'un groupe. Il faut remarquer tout d'abord qu'aucune analyse automatique ne fournit d'arbre généalogique : dans tous les cas, on obtient une classification naturelle, groupant les espèces par affi-

Source : MNHN, Paris

nité, selon leur degré de ressemblance. Mais, à la différence de la classification automatique (qui fournit des dendrogrammes), l'analyse factorielle procède par décomposition de la variance. Ainsi, un axe peut séparer deux groupes d'espèces mais un autre axe montrera, par exemple, que certaines espèces de ces deux groupes présentent des affinités avec un troisième. L'interprétation est donc plus souple et rend mieux compte de la complexité des affinités. Le travail du systématicien consiste, ensuite, à essayer de comprendre comment telle structure a pu dériver de telle autre structure (anatomie comparée) et établir ainsi des filiations possibles. Lorsque des convergences se produisent dans des lignées différentes, liées à une adaptation à un même mode de vie, l'analyse ne peut cependant pas les distinguer des caractères faisant partie, par exemple, du stock ancestral commun à ces lignées. Il est donc nécessaire de rester extrêmement prudent devant une classification naturelle mise en évidence par l'analyse statistique, et ne pas y voir d'emblée un résumé de la phylogenèse. L'étude des caractères embryonnaires permet cependant de contourner cet écueil (dans la mesure où les caractères de l'embryon et de la plantule sont effectivement parmi les caractères les plus stables : Stebbins, 1974, p. 100) et d'approcher la phylogenèse. Cette dernière est exposée plus loin dans cette publication (Maury : Interprétation phylogénétique des caractères des pollens, fruits-germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées).

Il est intéressant de remarquer encore que l'*aspect des cotylédons résume, à lui seul*, l'essentiel des résultats précédents : fig. 8. Si l'on prend en effet le diagramme des espèces, projetées, par exemple, sur le plan des axes 1-3 (analyse partielle avec les seuls caractères morphologiques), et que l'on remplace les points des espèces par la forme cotylédonaire de l'espèce considérée, on retrouve, non seulement les groupements taxonomiques, mais encore leur degré de parenté. C'est ainsi que l'on visualise les affinités des groupes 1 et 2-3 d'une part, et l'éloignement du groupe 4 d'autre part. Dans chacun de ces groupes apparaissent aussi les subdivisions exposées dans la précédente communication et leurs relations (Maury : Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées).

ANNEXE 1

(liste des espèces ayant participé à l'analyse)

1. — *Hopea beccariano*
2. — *Hopea dryobalanoides*
3. — *Hopea griffithii*
4. — *Hopea mengarawan*
5. — *Hopea pedicellata*
6. — *Hopea minima*
7. — *Hopea tenuinervula*
8. — *Hopea nutans*
9. — *Hopea odorata*
10. — *Balanocarpus heimii*
11. — *Shorea faguetiana*
12. — *Shorea maxima*
13. — *Shorea flava*
14. — *Shorea materialis*
15. — *Shorea sumatrano*
16. — *Shorea glauca*
17. — *Shorea ladiana*
18. — *Shorea talura*
19. — *Shorea curtisii*
20. — *Shorea leprosula*
21. — *Shorea parvifolia*
22. — *Shorea macroptera*
23. — *Shorea ovalis ovalis*
24. — *Shorea oleosa*
25. — *Shorea pauciflora*
26. — *Shorea macrophylla*
27. — *Parashorea tomentella*
28. — *Pentacme siamensis*
29. — *Dryobalanops aromatica*
30. — *Dryobalanops lanceolata*
31. — *Dryobalanops oblongifolia*
32. — *Dipterocarpus appendiculatus*
33. — *Dipterocarpus baudii*
34. — *Dipterocarpus chortaceus*
35. — *Dipterocarpus crinitus*
36. — *Dipterocarpus costulatus*
37. — *Dipterocarpus exalatus*
38. — *Dipterocarpus grandiflorus*
39. — *Dipterocarpus intricatus*
40. — *Dipterocarpus penongianus*
41. — *Dipterocarpus pseudo-fagineus*
42. — *Dipterocarpus sublamellatus*

Source : MNHN, Paris

43. — *Dipterocarpus tuberculatus*
44. — *Anisoptera laevis*
45. — *Anisoptera megistocarpa*
46. — *Upuna borneensis*
47. — *Vatica maingayi*
48. — *Vatica affinis*
49. — *Vatica papuana*
50. — *Vatica wallichii*
51. — *Vatica stapfiana*
52. — *Vateria copallifera*
53. — *Cotylelabium burckii*
54. — *Stemonoporus acuminatus*
55. — *Stemonoporus reticulatus*
56. — *Marquesia excelea*
57. — *Monotes kerstingii*

ANNEXE 2

(liste des caractères ayant participé à l'analyse).

Caractères du fruit :

(A)/A sépales imbriqués/valvaires.
(C)/C sépales réfléchis/appliqués.
(E)/E aile développée/non développée sépales n° 1 et 2.
(G)/G aile développée/non développée sépales n° 3.
(I)/I aile développée/non développée sépales n° 4 et 5.
(M)/M sépales soudés/libres.
(P)/P bases des sépales développées/non développées par rapport au fruit.
(R)/R sépales soudés/non soudés au fruit.
(T)/T bases des sépales épaissies/non épaissies.
(V)/V présence/absence d'excroissances au bord des sépales.
(Y)/Y téguments du péricarpe rigides/souples à la base.
(AA)/AA téguments du péricarpe rigides/souples au sommet.
(AC)/AC téguments du péricarpe épais/minces à la base.
(AE)/AE tégument du péricarpe épais/minces au sommet.
(AG)/AG présence/absence de lignes d'ouverture.
(AI)/AI ouverture du fruit avec/sans éclatement.
(AJ)/AJ ouverture du fruit par déhiscence/ sans déhiscence.
(AK)/AK fruit ne s'ouvrant pas/s'ouvrant.
(AL)/AL présence/absence de sillons sur le fruit.
(AN)/AN présence/absence d'arrêtes sur le fruit.
(AO)/AO présence/absence d'une symétrie d'ordre 3.
(AQ)/AQ présence/absence d'une symétrie d'ordre 4.
(BZ)/BZ graine expulsée/non expulsée.

Caractères de l'embryon :

(AR)/AR embryon allongé/court.
(AT)/AT plus grande largeur au milieu/au tiers inférieur.
(AV)/AV embryon grand/petit.
(AX)/AX hypocotyle horizontal/non horizontal.
(AZ)/AZ hypocotyle à implantation latérale/médiane.
(BB)/BB hypocotyle à direction dextre/non dextre.
(BC)/BC hypocotyle à direction sénestre/non sénestre.
(BD)/BD hypocotyle à direction verticale/non verticale.
(BE)/BE hypocotyle à implantation basale/apicale.
(BG)/BG cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas la base.
(BI)/BI cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas l'apex.
(BK)/BK cotylédon extérieur atteignant/n'atteignant pas la base.
(BM)/BM cotylédon placentaire replié/non replié.

Source : MNHN, Paris

(BO)/BO cotylédon extérieur replié/non replié.
(BP)/BP cotylédons charnus/non charnus.
(BR)/BR embryon de type couvrant/non couvrant.
(BS)/BS embryon de type encerclant/non encerclant.
(BT)/BT embryon de type superposé/non superposé.
(BU)/BU embryon de type juxtaposé/non juxtaposé.
(BV)/BV cotylédon extérieur plus développé/pas plus développé que le placentaire.
(BX)BX plan de séparation des cotylédons vertical/horizontal.

Caractères de la plantule (morphologie) :

(CA)/CA radicule passant/ ne passant pas par un pore germinatif.
(CC)/CC cotylédon libres/prisonniers.
(CE)/CE absence/présence d'un hypocotyle développé.
(CF)/CF présence/absence d'un rétrécissement au collet.
(CG)/CG cotylédons allongés/non allongés.
(CI)/CI cotylédons lobés/non lobés.
(CK)/CK cotylédons émarginés/non émarginés.
(CM)/CM présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons avant la germination.
(CO)/CO présence/absence d'anthocyanes dans les cotylédons après la germioation.
(CQ)/CQ présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons après la germination.
(CS)/CS plantule filiforme/non filiforme.
(CU)/CU présence/absence de F2 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(CV)/CV présence/absence de F3 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(CX)/CX présence/absence de F4 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(CZ)/CZ présence/absence da F5 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(DA)/DA entre-nœud F1-F2 développé/non développé.
(DC)/DC entre-nœud F2-F3 développé/non développé.
(DE)/DE entre-nœud F3-F4 développé/non développé.
(DG)/DG entre-nœud F4-F5 développé/non développé.

Caractères de la plantule (anatomie) :

(DH)/DH nombre maximum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible.
(DJ)/DJ nombre minimum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible.
(DL)/DL nombre de canaux supérieur/égal au nombre de brèches.
(DN)/DN nombre maximum de canaux de la brèche centrale élevé/faible.
(DP)/DP nombre minimum de canaux de la brèche centrale élevé/faible.
(DR)/DR dédoublement/ non dédoublement de la brèche médiane.
(DT)/DT brèche centrale plus grande/pas plus grande que les autres.
(DV)/DV nombre maximum de brèches au nœud F1 élevé/faible.
(DX)/DX nombre minimum de brèches au nœud F1 élevé/faible.
(DZ)/DZ nombre maximum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible.
(EB)/EB nombre minimum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible.
(ED)/ED dédoublement/non dédoublement de la brèche médiane.
(EF)/EF brèche principale plus grande/pas plus grande que les autres.

Caractères de la plantule (appareil stomatique) :

(1)/1 rapport longueur/largeur des cellules de garde grand/petit.
(2)/2 longueur des cellules de garde grande/petite.
(3)/3 largeur des cellules de garde grande/petite.
(5)/5 stomates au niveau de l'épiderme/enfoncés dans l'épiderme.
(6)/6 présence/absence d'épaississements en bandes autour des cellules de garde.

Source : MNHN, Paris

(7)/7 présence/absence d'épaississements en T autour des cellules de garde.
(8)/8 présence/absence d'épaississements circulaires autour des cellules de garde.
(9)/9 présence/absence d'épaississements autour des cellules voisines.
(13)/13 pourcentage de stomates à 3 cellules voisines élevé/faible.
(14)/14 pourcentage de stomates á 4 cellules voisines élevé/faible.
(15)/15 pourcentage de stomates à 5 cellules voisines élevé/faible.
(16)/16 pourcentage de stomates à 6 cellules voisines élevé/faible.
(17)/17 pourcentage de stomates á 7 cellules voisines élevé/faible.
(18)/18 pourcentage de stomates à 8 cellules voisines élevé/faible.
(23)/23 présence/absence de stries sur les cellules voisines.
(44)/44 présence/absence du type stomatique anomocytique normal (épiderme inférieur).
(45)/45 présence/absence du type stomatique anomo-staurocytique (épiderme inférieur).
(46)/46 présence/absence du type stomatique cyclocytique normal (épiderme inférieur).
(47)/47 présence/absence du type stomatique cyclo-staurocytique (épiderme inférieur).
(48)/48 présence/absence du type stomatiques cyclo-tétracytique (épiderme inférieur).
(49)/49 présence/absence du type stomatique cyclo-paracytique (épiderme inférieur).
(50)/50 présence/absence du type stomatique hémi-paracytique (épiderme inférieur).
(51)/51 présence/absence du type stomatique paracytique normal (épiderme inférieur).
(52)/52 présence/absence du type stomatique para-tétracytique (épiderme inférieur).
(53)/53 présence/absence du type stomatique anisocytique normal (épiderme inférieur).
(54)/54 présence/absence du type stomatique aniso-cyclocytique (épiderme inférieur).
(55)/55 présence/absence du type stomatique aniso-tétracytique (épiderme inférieur).
(56)/56 présence/absence de recloisonnements des cellules voisines.

Caractères de la plantule (trichome, épiderme inférieur) :

(57)/57 présence/absence de poils unicellulaires isolés simples.
(58)/58 présence/absence de poils unicellulaires isolés en doigt de gant.
(59)/59 présence/absence de poils unicellulaires isolés ampoulés.
(60)/60 présence/absence de poils unicellulaires isolés pédicellés.
(61)/61 présence/absence de poils unicellulaires et touffes simples.
(62)/62 présence/absence de poils unicellulaires en touffes étoilés.
(63)/63 présence/absence de poils unicellulaires en touffes à brin central.
(64)/64 présence/absence de poils pluricellulaires lobés.
(65)/65 présence/absence de poils pluricellulaires digités.
(66)/66 présence/absence de poils pluricellulaires capités á tête aplatie (2 cellules).
(67)/67 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (4 cellules).
(68)/68 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (6 cellules).
(69)/69 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (8 cellules).
(70)/70 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (plus de 8 cellules).
(71)/71 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête sphérique.
(72)/72 présence/absence de poils pluricellulaires capités á tête en massue.
(73)/73 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête en enclume.
(74)/74 présence/absence de poils pluricellulaires en corolle.

Caractères de la plantule (trichome, épiderme supérieur) :

(75)/75 présence/absence de poils unicellulaires isolés simples.
(78)/78 présence/absence de poils unicellulaires isolés pédicellés.
(82)/82 présence/absence de poils pluricellulaires lobés.
(83)/83 présence/absence de poils pluricellulaires digités.
(84)/84 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (2 cellules).
(85)/85 présence/absence de poils pluricellulaires capités á tête aplatie (4 cellules).
(86)/86 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (6 cellules).
(87)/87 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (8 cellules).

Source : MNHN, Paris

(88)/88 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (plus de 8 cellules).
(89)/89 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête sphérique.
(90)/90 présence/absence de poils pluricellulaires capités en massue.
(92)/92 présence/absence de poils pluricellulaires en corolle.

RÉFÉRENCES

Benzecri J. P. et collaborateurs, 1973. — *L'analyse des données*, tome 2 : L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p.

Blaise S., Briane J. P., et Lebeaux M. O. 1973. — Le genre *Myosotis* : exemples d'application des méthodes numériques en taxinomie végétale, in *L'analyse des données*, tome 1 : La taxinomie. Dunod, Paris.

Brunerye L., Gorenflot R. et Roux M., 1969. — Application de l'analyse factorielle des correspondances au traitement numérique de populations de *Senecio helenitis* (L.) Cuf. *Rev. Gen. Bot.*, **76** : 217-256.

Décamps O., 1976. — *Ontogénèse des Renonculacées, essais d'utilisation de méthodes quantitatives*. Thèse de doctorat d'état. Toulouse.

Lebart L. et Fenelon J. P., 1973. — *Statistique et informatique appliquées*, 2e édition. Dunod, Paris, 457 p.

Stebbins G. L., 1974. — Flowering Plants : evolution above species level.

Source : MNHN, Paris

FIG. 5 et 6. — Position des espèces et des caractères : axes 1-2 (fig. 5) et axes 1-3 (fig. 6).

— *Taxons* :

Hopea
- *Dryobalanoides* ..... 1- *H. beccariana*
- 2- *H. dryobalanoides*
- 3- *H. griffithii*
- 4- *H. mengarawan*
- 5- *H. pedicellata*
- *Sphaerocarpae* ..... 6- *H. minima*
- *Pierreae* ..... 7- *H. tenuinervula*
- *Hopeae* ..... 8- *H. nutans*
- 9- *H. odorata*
- *Balanocarpus* .....10- *B. heimii*

Shorea
- *Richetioides* .....11- *S. faguetiana*
- 12- *S. maxima*
- *Shoreae Shoreae* ... 13- *S. glauca*
- 14- *S. materialis*
- 15- *S. sumatrana*
- *Shoreae Barbatae*... 16- *S. glauca*
- 17- *S. ladiana*
- *Anthoshoreae* ..... 18- *S. talura*
- *Muticae* ..... 19- *S. curtisii*
- 20- *S. leprosula*
- 21- *S. parvifolia*
- 22- *S. macroptera*
- *Ovales* ..... 23- *S. ovalis*
- *Brachypteraе* ..... 24- *S. oleosa*
- 25- *S. pauciflora*
- *Pachycarpae* ..... 26- *S. macrophylla*
- *Parashorea* ..... 27- *P. tomentella*
- *Pentacme* ..... 28- *P. siamensis*
- *Dryobalanops* ..... 29- *D. aromatica*
- 30- *D. lanceolata*
- 31- *D. oblongifolia*
- *Dipterocarpus* ..... 32- *D. appendiculatus*
- 33- *D. baudii*
- 34- *D. chartaceus*
- 35- *D. crinitus*
- 36- *D. costulatus*
- 37- *D. exalatus*
- 38- *D. grandiflorus*
- 39- *D. intricatus*
- 40- *D. penangianus*
- 41- *D. pseudo-fagineus*
- 42- *D. sublamellatus*
- 43- *D. tuberculatus*
- *Anisoptera* ..... 44- *A. laevis*
- 45- *A. megistocarpa*
- *Upuna* ..... 46- *U. borneensis*

Vatica
- *Sunaptеae* ..... 47- *V. maingayi*
- *Vaticae* ..... 48- *V. affinis*
- 49- *V. papuana*
- 50- *V. wallichii*
- *Pachynocarpus* ..... 51- *V. stapfiana*
- *Vateria* ..... 52- *V. copallifera*
- *Cotylelobium* ..... 53- *C. burckii*
- *Stemonoporus* ..... 54- *S. acuminatus*
- 55- *S. reticulatus*
- *Marquesia* ..... 56- *M. excelsa*
- *Monotes* ..... 57- *M. kerstingii*

— *Caractères* :

- ● fruits
- ○ embryons
- ⓓ germinations
- □ anatomie (plantule)
- ■ aspect de la plantule
- ▲ stomates
- △ trichome

— *Caractères morphologiques* des fruits, embryons, plantules : voir légende de fig. 7.

— *Caractères anatomiques et phytodermologiques* :

ANATOMIE

(DH)/DH nombre maximum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible [1]
(DJ)/DJ nombre minimum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible
(DL)/DL nombre de canaux supérieur/égal au nombre de brèches
(DN)/DN nombre maximum de canaux de la brèche centrale élevé/faible
(DP)/DP nombre minimum de canaux de la brèche centrale élevé/faible
(DR)/DR dédoublement /non dédoublement de la brèche médiane

Source : MNHN, Paris

(DT)/DT brèche centrale plus grande/pas plus grande que les autres
(DV)/DV nombre maximum de brèches au nœud F1 élevé/faible
(DX)/DX nombre minimum de brèches au nœud F1 élevé/faible
(DZ)/DZ nombre maximum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible
(EB)/EB nombre minimum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible
(ED)/ED dédoublement/non dédoublement de la brèche médiane
(EF)/EF brèche principale plus grande/pas plus grande que les autres

APPAREIL STOMATIQUE :

(1)/1 rapport longueur/largeur des cellules de garde grand/petit [1]
(2)/2 longueur des cellules de garde grande/petite
(3)/3 largeur des cellules de garde grande/petite
(5)/5 stomates au niveau de l'épiderme/enfoncés dans l'épiderme
(6)/6 présence/absence d'épaississements en bandes autour des cellules de garde
(7)/7 présence/absence d'épaississements en T autour des cellules de garde
(8)/8 présence/absence d'épaississements circulaires autour des cellules de garde
(9)/9 présence/absence d'épaississements autour des cellules voisines
(13)/13 pourcentage de stomates à 3 cellules voisines élevé/faible
(14)/14 pourcentage de stomates à 4 cellules voisines élevé/faible
(15)/15 pourcentage de stomates à 5 cellules voisines élevé/faible
(16)/16 pourcentage de stomates à 6 cellules voisines élevé/faible
(17)/17 pourcentage de stomates à 7 cellules voisines élevé/faible
(18)/18 pourcentage de stomates à 8 cellules voisines élevé/faible
(23)/23 présence/absence de stries sur les cellules voisines
(44)/44 présence/absence du type stomatique anomocytique normal (épiderme inférieur)
(45)/45 présence/absence du type stomatique anomo-staurocytique (épiderme inférieur)
(46)/46 présence/absence du type stomatique cyclocytique normal (épiderme inférieur)
(47)/47 présence/absence du type stomatique cyclo-staurocytique (épiderme inférieur)
(48)/48 présence/absence du type stomatique cyclo-tétracytique (épiderme inférieur)
(49)/49 présence/absence du type stomatique cyclo-paracytique (épiderme inférieur)
(50)/50 présence/absence du type stomatique hémi-paracytique (épiderme inférieur)
(51)/51 présence/absence du type stomatique paracytique normaf (épiderme inférieur)
(52)/52 présence/absence du type stomatique para-tétracytique (épiderme inférieur)
(53)/53 présence/absence du type stomatique anisocytique normaf (épiderme inférieur)
(54)/54 présence/absence du type stomatique aniso-cyclocytique (épiderme inférieur)
(55)/55 présence/absence du type stomatique aniso-tétracytique (épiderme inférieur)
(56)/56 présence/absence de recloisonnements des cellules voisines

1. valeurs réelles utilisées dans l'analyse.

TRICHOME, ÉPIDERME INFÉRIEUR :

(57)/57 présence/absence de poils unicellulaires isolés simples
(58)/58 présence/absence de poils unicellulaires isolés en doigt de gant
(59)/59 présence/absence de poils unicellulaires isolés ampoulés
(60)/60 présence/absence de poils unicellulaires isolés pédicellés
(61)/61 présence/absence de poils unicellulaires isolés en touffes simples
(62)/62 présence/absence de poils en touffes étoilés
(63)/63 présence/absence de poils en touffes à brin central
(64)/64 présence/absence de poils lobés
(65)/65 présence/absence de poils digités
(66)/66 présence/absence de poils capités à tête aplatie (2 cellules)
(67)/67 présence/absence de poils capités à tête aplatie (4 cellules)
(68)/68 présence/absence de poils capités à tête aplatie (6 cellules)
(69)/69 présence/absence de poils capités à tête aplatie (8 cellules)
(70)/70 présence/absence de poils capités à tête aplatie (plus de 8 cellules)
(71)/71 présence/absence de poils capités à tête sphérique
(72)/72 présence/absence de poils capités en massue
(73)/73 présence/absence de poils capités en enclume
(74)/74 présence/absence de poils en corolle

Source : MNHN, Paris

Trichome, épiderme supérieur :

(75)/75 présence/absence de poils isolés simples
(78)/78 présence/absence de poils isolés pédicillés
(82)/82 présence/absence de poils lobés
(83)/83 présence/absence de poils digités
(84)/84 présence/absence de poils capités à tête aplatie (2 cellules)
(85)/85 présence/absence de poils capités à tête aplatie (4 cellules)
(86)/86 présence/absence de poils capités à tête aplatie (6 cellules)
(87)/87 présence/absence de poils capités à tête aplatie (8 cellules)
(88)/88 présence/absence de poils capités à tête aplatie (plus de 8 cellules)
(89)/89 présence/absence de poils capités à tête sphérique
(90)/90 présence/absence de poils capités en massue
(92)/92 présence/absence de poils en corolle.

— les pointillés sur la figure 6 correspondent à certains groupes cités dans « Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées » dans cette publication.

Fig. 7. — Position des caractères axes 1-2 (analyses partielle : morphologie).

Fruits	Embryons	Plantules
◘ sépales	▲ cotylédons (plis)	■ cotylédons (formes)
● Péricarpe	▲ hypocotyle	⊞ aspect plantule
○ autres caractères	△ autres caractères	□ autres caractères

Caractères du fruit (morphologie) :

(A)/A sépales imbriqués/valvaires
(C)/C sépales réfléchis /appliqués
(E)/E aile développée/non développée sépales n° 1 et 2
(G)/G aile développée/non développée sépales n° 3
(I)/I aile développée/non développée sépales n° 4 et 5
(M)/M sépales soudés/libres
(P)/P bases des sépales développées/non développées par rapport au fruit
(R)/R sépales soudés/non soudés au fruit
(T)/T bases des sépales épaissies/non épaissies
(V)/V présence/absence d'excroissances au bord des sépales
(X)/X présence/absence de tubercules au nord des sépales
(Y)/Y téguments du péricarpe rigides/souples à la base
(AA)/AA téguments du péricarpe rigides/souples au sommet
(AC)/AC téguments du péricarpe épais/minces à la base
(AE)/AE téguments du péricarpe épais/minces au sommet
(AG)/AG présence/absence de lignes d'ouverture
(AI)/AI ouverture du fruit avec/sans éclatement
(AJ)/AJ ouverture du fruit par déhiscence/sans déhiscence
(AK)/AK fruit ne s'ouvrant pas/s'ouvrant
(AL)/AL présence/absence de sillons sur le fruit
(AN)/AN présence/absence d'arêtes sur le fruit
(AO)/AO présence/absence d'une symétrie d'ordre 3
(AQ)/AQ présence/absence d'une symétrie d'ordre 4
(BZ)/BZ graine expulsée/non expulsée

Caractères de l'embryon (morphologie) :

(AR)/AR embryon allongé/court
(AT)/AT plus grande largeur au milieu/au tiers inférieur
(AV)/AV embryon grand/petit
(AX)/AX hypocotyle horizontal/non horizontal

Source : MNHN, Paris

(AZ)/AZ hypocotyle à implantation latérale/médiane
(BB)/BB hypocotyle à direction dextre/non dextre
(BC)/BC hopocotyle à direction sénestre/non sénestre
(BD)/BD hypocotyle à direction verticale/non verticale
(BE)/BE hypocotyle à implantation basale/apicale
(BG)/BG cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas la base
(BI)/BI cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas l'apex
(BK)/BK cotylédon extérieur atteignant/n'atteignant pas la base
(BM)/BM cotylédon placentaire replié/non replié
(BO)/BO cotylédon extérieur replié/non replié
(BP)/BP cotylédons charnus/non charnus
(BR)/BR embryon de type couvrant/non couvrant
(BS)/BS embryon de type encerclant/non encerclant
(BT)/BT embryon de type superposé/non superposé
(BU)/BU embryon de type juxtaposé/non juxtaposé
(BV)/BV cotylédon extérieur plus développé/pas plus développé que le placentaire
(BX)/BX plan de séparation des cotylédons vertical/horizontal

Caractère de la plantule (morphologie) :

(CA)CA radicule passant/ne passant pas par un pore germinatif
(CC)/CC cotylédons libres/prisonniers
(CE)/CE absence/présence d'un hypocotyle développé
(CF)/CF présence/absence d'un rétrécissement au collet
(CG)/CG cotylédons allongés/non allongés
(CI)CI/ cotylédons lobés/non lobés
(CK)/CK cotylédons émarginés/non émarginés
(CM)/CM présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons avant la germination
(CO)/CO présence/absence d'anthocyanes dans les cotylédons après la germination
(CQ)/CQ présence/absence de chloropbylle dans les cotylédons après la germination
(CS)/CS plantule filiforme/non filiforme
(CU)/CU présence/absence de F2 au 1^{ar} nœud post-cotylédonaire
(CV)/CV présence/absence de F3 au 1er nœud post-cotylédonaire
(CX)/CX présence/absence de F4 au 1er nœud post-cotylédonaire
(CZ)/CZ présence/absence de F5 au 1er nœud post-cotylédonaire
(DA)/DA entre-nœud F1-F2 développè/non développé
(DC)/DC entre-nœud F2-F3 développé/non développé
(DE)/DE entre-nœud F3-F4 développé/non développè
(DG)/DG entre-nœud F4-F5 développé/non développé.

Source : MNHN, Paris

THE GENERIC CONCEPT ADOPTED FOR RECENT REVISIONS WITH DIPTEROCARPOIDEAE

P. S. Ashton *.

Résumé — L'histoire des définitions génériques et infra-génériques chez les Diptérocarpacées est revue ; les concepts actuels sont présentés. L'auteur considère que ceux-ci ne doivent pas seulement tenir compte de tous les faits comparatifs provenant des espèces de Diptérocarpacées actuellement disponibles, mais qu'ils doivent, dans l'intérêt de la stabilité nomenclaturale, tenir compte des classifications existantes aussi longtemps que ceci est compatible avec le besoin de créer une méthodologie moderne, uniforme et conséquente.

Summary — The history of generic and infrageneric definition in Dipterocarpoideae is reviewed ; current concepts are then presented. It is argued that these must not only draw on all comparative evidence from dipterocarp species now available, but must, in the interests of nomenclatural stability, take account of the existing classification as far as this is compatible with the need to create a consistent and uniforme modern treatment.

Introduction

The present centre of dipterocarpoid diversity, both at generic and species level, is overwhelmingly in aseasonal western Malesia ; this is summarised in the map in Gottwald and Parameswaran (1966). The revision of *Dipterocarpaceae* for Flora Malesiana provided the apportunity for a reassessment of the classification of the whole subfamily, a task long overdue. Southern fndia, Sri Lanka (Ceylon) and the Seychelles is the only extramalesian region with endemic dipterocarpoid genera ; the opportunity to treat the family for the Revised Flora of Ceylon thus provided the means to complete this task.

Dipterocarp species, on first acquaintance in the herbarium, appear to differ little from one another. Flowers and fruits are as a rule so similar among related species that they frequently do not provide, by themselves, means of certain identification. Conversely, sterile material generally bears the major morphological features, of leaf, stipule and twig, which serve as constant distinguishing characters between species, but species in different sections, sometimes even genera, can be so similar in vegetative morphological characters that their differences, a subtle combination of features, cannot be presented in a dichotomous key ; nor can the sections of the large genus *Shorea*, with a single exception, be so discriminated. In the forest a wealth of further characters are available, of gross bark and wood anatomy and colour, buttress form, branching system and habit. It is for this reason that reliable keys to all taxonomic levels of *Dipterocarpoideae* can be constructed, even for the whole subfamily, once forest and herbarium characters are combined ; in only a few cases, usually between vicarious species, are fertile characters then necessary for identification.

In addition, the critical studies of Desch (1936) and more recently Gottwald and Parameswaran on xylem anatomy, Whitmore (1962) on bark morphology and anatomy, Jong et al. (1967) on cytology, and to a more limited extent Maury, Muller and Lugardon (1975) on pollen and

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

Ourisson's coworkers (Bisset et al., 1966, 1967 ; Diaz et al., 1966), on resin biochemistry have enhanced the number of characters available for definition of taxa above species level. It is clear too that Maury-Lechon's current researches on embryo and seedling morphology and anatomy (mss 1975-1976) will advance knowledge of these aspects to a level where they can provide yet a further aid to classification, and it is unfortunate that this work was unavailable when recent revisions were in progress.

Taxonomic criteria.

I aimed to satisfy four principal criteria for the definition of supraspecific taxa in current revisions :

1. All species within a taxon should share at least a pair of characters which are not causally interrelated. In the past much confusion was created in what are now recognised as the genera *Vatica* (see Ashton, 1963, 247), and *Hopea* and *Shorea* (table 1) where such species were placed in a separate genus *Balanocarpus*, by overemphasis of the importance of short subequal fruit sepals as a discriminatory character at this level. ft is now clear that there is no other single independant character with which short fruit sepals are correlated, either in these genera or in *Dipterocarpus* and *Cotylelobium* in which the same variation exists.

2. These characters should be common to all species in a taxon.

3. There should therefore be clear discontinuities of variation between taxa.

The latter two criteria identify those correlated characters which finally prove acceptable as a base for the definition of species groups sufficiently immutable to be graced with a formal nomenclature. ft goes without saying that as many species as possible must be examined for the chosen characters in order to confirm their constancy and hence the reality of the discontinuities on the one hand, and in ordre to avoid species *incertae sedis* on the other ; the latter are particularly dangerous where binomials are at risk. For this reason it is inevitable that characters readily available on herbarium specimens are to be preferred, though forest and other characters already play an invaluable supportive role. By defining supraspecific classification principally on characters of flower and fruit it has been possible, for instance, to assign all but three of the 183 species of *Shorea* unequivocally to one of eleven sections, and, of these three, two can be placed on the basis of available knowledge of their bark morphology.

4. The prime need of any taxonomic classification should be to achieve nomenclatural stability ; in effect this means that a broad, well defined and consistent, stable species and genus concept is essential. It also requires that respect must be paid to the history of the taxonomy of the family. Though a consistency of levels for the discrimination of supraspecific characters must be aimed at, this must be tempered by the realities of the nomenclature existing at the time which should not be changed on a large scale for the sake of an academic exercice particularly when reasons are based on spurious assumptions of phyletic affinities. This is especially apposite for tbe major hardwood timber family of the Asian tropics.

Given these criteria, genera must be regarded as essentially artificial groupings, in the sense that they are defined by breaks in the total range of variation that have arisen through extinctions which, from the point of view of classification, are arbitrary. More of such discontinuities have existed in the past owing to lack of knowledge of the full range of living species ; there has thus been an overall decline in the number of supraspecific taxa which may yet continue as a result of further exploration. For the same reason the recognition of more groupings is always to be expected from a comparative study of a particular group of characters, the fewer the number of species studied.

Generic and suprageneric taxa.

Heim (1892) recognised series in the subfamily, Brandis (1895) 5 tribes. Both classifications shared a lack of consistent unrelated correlated characters for definition, though certain taxa, notably

Source : MNHN, Paris

Brandis' tribes *Shorea* and *Vaticae*, distinguished groups which are still acceptable and clearly natural. Among the thirteen genera recognised by me in the subfamily certain stand out as particularly clearly defined and homogeneous, notably *Dipterocarpus* Gaertn. f. and *Dryobalanops* Gaertn. f. A further, *Upuna* Sym. is monotypic but also very distinctive ; while *Anisoptera* Korth., though also well defined, is clearly subdivided into two subsections on the basis of floral and bark characters. The remaining genera are loosely associated into two groupings : *Vateriopsis* Heim and *Vateria* L. are clearly and constantly distinguishable on both wood anatomy and flower, embryo and leaf morphology, as are *Stemonoporus* Thw., *Cotylelobium* Pierre and *Vatica* L. from them and from one another on the basis of wood anatomy and flower morphology. Of the latter three, *Vatica* exhibits a remarkable diversity of fruit forms ; I recognise, partially following tradition, two sections based principally on the character of the fruit calyx, but remain sceptical whether the type section, with short subequal fruit sepals, is a natural group. *Cotylelobium*, a small genus, contains both alate fruit with thin pericarp and wingless fruit with thick pericarp precisely as found in *Vatica*, but possesses an unique leaf nervation. The terminal bud, set in a depression at the twig apex which is prolonged beyond the last leaf insertion is unique to *Stemonoporus*. These five genera nevertheless show a similar habit, and are generally small trees with no, or low and stout, buttresses and smooth, or in the larger species scalloped, hoop-marked grey bark. In the second group, *Parashorea* stands out on account of its subequal and generally long fruit sepals which are narrow and subvalvate at the base in fruit, and in its plicate leaf venation as well as its flower, fruit, embryo and seedling morphology, and wood anatomy. The remaining three genera are less distinct and will be discussed separately. From the overall pattern of intergeneric variation I have concluded that only two major groups, which I propose should be accepted as tribes can now be recognised ; their definition is presented in table 2 where the entire supraspecific classification is also summarised. It is noteworthy that the tribes (in genera examined so far, see Jong, this journal) are distinguished by a constant difference in basic chromosome number, and that *Dryobalanops* falls into tribe Shoreae on this basis.

Infrageneric classification within Shoreae.

The greatest classificatory problems in the subfamily occur within the large genera *Hopea* and *Shorea*, and the monotypic *Neobalanocarpus* Ashton ; there are several reasons for this. First, though it is generally the case that *Hopeas* are smaller trees, of the main canopy and understorey, than the emergent Shoreas there are examples of both emergent Hopeas and main canopy Shoreas. The single difference in the herbarium, in the number of aliform fruit sepals, is lost in those many species in both genera in which the fruit sepals are short and subequal ; these are only assignable by their flowers, and in some sections by their leaves, but such characters distinguish the sections within the two major genera and are not constant for either genus as a whole. In the monotypic *Shorea* section Isopterae the sepals are all aliform and subequal. *Neobalanocarpus kingii* (King) Ashton, with short subequal fruit sepals, has unique floral morphology which eliminates this suite of characters as a means of placing it. Though the leaves, bark morphology, wood and branching patterns (Ng, 1976) associate this species most closely with *Hopea* sect. subsect. *Hopeae* the species has a greater stature than any *Hopea* ; I conclude that there is no alternative but to maintain it as a separate genus.

The history and present basis of infrageneric classification in *Hopea* and *Shorea* has been reviewed by me earlier (Ashton, 1963). That of *Hopea* is summarised in table 3. Here the sections are even less clearly defined than in *Shorea* both owing to the paucity of characters available for subdivision and to several exceptions to the constancy of even these. The two sections are distinguished on leaf characters, while within each the two subsections are principally distinguished by the shape of the floral ovary ; The group of species *H. nervosa* King, *H. sublanceolata* Sym., *H. aequalis* Ashton, and *H. rudiformis* Ashton (the " nervosa group " of Symington, 1943) have scalariform tertiary nerves and unusually prominent secondaries compared to others in their section but their flowers and bark associate them with the distinctive subsection *Sphaerocarpae* (Heim) Ashton in which the corolla is always red and the bracts and stipules linear, rather prominent and unusually persistent. Conver-

Source : MNHN, Paris

sely, several species in both subsections of section *Hopeae* have reticulate tertiaries. Bark morphological and anatomical characters are variable as are those of the buttresses, and not constantly correlated with primary sectional and subsectional characters as in *Shorea*. Thus *Hopea* sect. subsect. *Hopeae* contains the scaly-barked *Hopeas* of Symington and Whitmore, but also some small smooth-barked species ; most are narrowly buttressed, few stilt-rooted. *Hopea centipeda* Ashton is a medium-sized species with flowers conforming with the type subsection but with bark and buttresses as in subsection *Pierreae* (Heim) Ashton. Members of subsection *Pierreae* are generally monopodial, with smooth bark and prominent stilt roots, but *H. philippinensis* Dyer is a medium-sized scaly barked tree resembling *H. helferi* Dyer in appearance, and several of the smaller species are shallowly powdery flaky at maturity. In section *Dryobalanoides* Miq., subsection *Sphaerocarpae* are uniformly small smooth-barked and frequently stilt-rooted trees ; subsection *Dryobalanoides* contains both smooth and flaky-barked species and the species within Withmore's distinctive " deep-fissured " bark manifestation. This bark, though differing markedly from others in this subsection and indeed the whole genus, occurs in species that are very closely similar in other respects to others that are smooth-barked and, in the case of *H. coriacea* Burck, in many individuals apparently fails to develop beyond a stage of patchy surface cracks even when the tree is big. The ovary form which defines the subsections can be variable too. Thus, the spindle-shaped stylopodium is constant and invariably associated with unequal-based leaves in subsect. *Pierreae*, but several New Guinean *Hopeas* of the type subsection have the same leaf characteristics and, unusual in the subsection notwithstanding its variability in these characters, possess stout columnar styles that approach an intermediate condition between the two. In section *Dryobalanoides* a short truncate ovary is characteristic of subsection *Sphaerocarpae* including the " nervosa group ", but *H. treubii* Heim and *H. griffithii* Kurz of subsection *Dryobalanoides* share the same character while *H. myrtifolia* Miq. and *H. pedicellata* (Brandis) Sym. have a similar but more elongate truncate ovary. It is clear, then, that the divisions of *Hopea* could never form the basis for a stable generic delimitation notwithstanding that Pierre (1892, t. 244) raised sect. *Dryobalanoides* to generic rank.

The history of infrageneric classification in *Shorea* is summarised in table 4. Heim's was the first serious attempt. Four of the sections presently recognised bear his names though seed and petiole anatomy and embryology, which constituted the principal definitory characters of his classification, were inadequately studied at that time and led him to overclassify. Besides retaining *Pentacme* and *Doona* (also *Balanocarpus*) as separate genera he recognised nine sections within *Shorea*, four of which never received a formal name and six of which were based on nine species altogether. Nine further species he left unplaced. Nevertheless some characters he used have remained important in the definition of species groups of various ranks to the present day. Brandis' (1895) classification was simpler, but less perceptive and in most respects equally unsuccessful. The type section was well recognised as indeed it was by Heim, also sections *Anthoshoreae* Heim and *Brachypterae* Heim though misclassified species were included in each. His two further sections were very unsatisfactory : *Muticae* Brandis, though a section currently recognised bears this name, bore little resemblance to the latter and contained a heterogeneous group of species ; section *Pinanga* Brandis was explicitly heterogeneous and divided into four series each containing species that are now allotted to widely different sections. The reason for this failure was the absence of a consistent set of definitive characters.

It is to Symington (1943) that we owe the present classification of *Shorea* as also *Hopea*, for it was he who first recognised the importance, among Malayan species, of floral characters that closely correlate with field characters of bark morphology and with woody anatomy in defining groups. Desch (1936) had simultaneously described the wood anatomy of Malayan species, while Whitmore has subsequently analysed the developmental morphology of dipterocarp bark and confirmed its taxonomic significance. Symyngton never gave a formal nomenclature to his groups ; one reason may have been that, though the Malayan yellow (Sect. *Richetioides* of the present classification) and white merantis (sect. *Anthoshoreae*) formed discrete groups each based on several independant characters, including those of wood anatomy, which were common to all species the Malayan balaus (sect. *Shoreae*) and red merantis (sects. *Brachypterae, Muticae* and *Ovalis*) contain several distinct groups

Source : MNHN, Paris

on the base of floral, and in the latter case bark, characters which are not reflected in differences in wood anatomy.

So distinctive are the five major timber groups of *Shorea* that Gottwald and Parameswaran were of the view that they merit generic status, and though they did not formally proceed with this recommendation they recognised subgenus *Rubroshorea* Meijer as an entity which includes all red merantis. It will also not escape notice that some of the characters by which the groups within *Shorea* are recognised are those which distinguish *Cotylelobium*, *Vatica*, *Stemonoporus*, *Vateria* and *Vateriopsis* as genera, and that there are yet further distinctions such as those of the bark which do not exist between the latter. Nevertheless Gottwald and Parameswaran's view is taxonomically untenable for several reasons. In the first place, the merantis are only united by their lack of the characters which hold the other groups together ; we do not know of a single character which is common to all red merantis yet absent in others, let alone the series of correlated characters required by our criteria. There is therefore no internal unity by which the red merantis may be defined, and five discrete sections, two with subsections, are recognised among them. These include sections *Pachycarpae* and *Rubellae* which are unrepresented in Malaya. The bark morphology of selected species of all but one (*Rubellae*) of these have been studied by Whitmore, and in every case the taxa were supported and further characters provided. Similarly, the balaus contain monotypic sect. *Neohopeae*, endemic to Borneo, with the same gross back morphology as sect. *Shoreae* but with short stout buttresses in contrast with the thin plank buttresses of the latter. A further problem is presented in *Shorea*, as in *Hopea* by the existence of species with intermediate characters. Among these are the red balau group of timber trees : species with dense red timber which include *S. guiso* (Blco) Bl. which on other characters is unreservedly in sec. *Shoreae*, and *S. kunstleri* King, *S. inaequilateralis* Sym. and *S. selanica* Bl. which are equally clearly otherwise in sect., subsect. *Braehypterae*. The distinction between sections *Anthoshoreae* and the red merantis are obscured by *S. albida* Sym., which has the bark and same flower characters of the former most flower characters of sect. *Rubellae* and red meranti timber ; also *S. montigena* Sloot. which is a member of a series which includes *S. gratissima* Dyer, *S. polita* Vidal and possibly *S. farimosa* Fischer in sect. *Anthoshoreae*, yet which lacks the silica that distinguishes white meranti timbers.

This lack of constancy within, and clear discontinuities between, many of the species groups in *Shorea* provides the major difference from the situation that exists between *Vatica* and its allies. It thus precludes the creation of stable genera from them, and the nomenclatural consequences of this are unacceptable.

Sect. *Richetioides* stands alone as a homogeneous and clearly defined taxon, with distinctive wood anatomy, within *Shorea* but to raise it to generic rank would create yet greater inconsistency in generic concepts within tribe *Shoreae*. On the contrary, the single generic character of *Shorea*, the possession of three aliform fruit sepals, is shared by *Pentaeme* DC. and *Doona* Thw. and their reduction to *Shorea* is therefore unavoidable. *Doona* is a homogeneous and well-defined entity characterised not only by its flowers but by its unique cotyledons and germination, we have found that *Doona* has the distinctive bark manifestation " surface rotten " of Whitmore and liminated inner bark, a combination previously considered unique to sect. *Anthoshoreae*.

The relative similarities between the main supraspecific taxa of tribe *Shoreae* are summarised in fig. 1. The indications of closer affinities between *Hopea* and *Neobalanocarpus* with *Shorea* sects. *Pentaemes*, *Neohopeae* and *Shoreae* than between these sections and the rest of *Shorea*, and the individuality of the red meranti sections *Ovales* and *Muticae*, underlines the complexity of affinities within this tribe.

The existing classification is proving reliable in that new species have been assigned to existing taxa without difficulty ; these include also the Indochinese species and *S. stipularis* Thw. of Sri Lanka whose flowers were unknown until recently. The anomalous positions to which *Balanocarpus brevipetiolaris* Thw. (now *Hopea brevipetiolaris* (Thw.) Ashton, on characters other than xylem an indisputable number of the type subsection), *Stemonoporus lewisianus* Trim. (now *Cotylelobium lewisianum* (Trim.) Ashton) and *S. montigina* were earlier referred by Gottwald and Parameswaran (1966, 482) should caution us against the use of single groups of interrelated characters for the definition of supraspecific taxa.

Source : MNHN, Paris

For the future, we look forward to learning the extent to which further, independant, characters prove to be correlated, or even to define new groupings. The genera *Vatica* and *Dipterocarpus* appear particularly promising in the latter respect.

REFERENCES

Ashton P. S., 1963. — Taxonomic notes on Bornean Dipterocarpaceae. II : *Gard. Bull. Sing.*, 20, 3, 229 ; (1967) III : 22, 259.

Ashton P. S., 1972. — Precursor to a taxonomic revision of Ceylon Dipterocarpaceae. *Blumea*, 20, 2, 357.

Bisset N. G., Diaz M. A., Ehret C., Ourisson G., Palmade M., Patile F., Pesnelle P. & Streith J., 1966. — Études chimio-taxonomiques dans la famille des Diptérocarpacées. II. *Phytochem.*, 5, 865.

Bisset N. G., Diaz-Para M. A., Ehret C. & Ourisson G., 1967. — Études chimio-taxonomiques dans la famille des Diptérocarpacées. III. *Phytochem.*, 6, 1395.

Brandis D., 1895. — An enumeration of the Dipterocarpaceae... *J. Linn. Soc.*, 31. 1.

Desch H. E., 1936. — Dipterocarp timbers of the Malay Peninsula. *Mal. For. Rec.*, 12.

Diaz M. A., Ourisson G. & Bisset N. G., 1966. — Études chimio-taxonomiques dans la famille des Diptérocarpacées. I. *Phytochem.*, 5, 855.

Gottwald H. & Parameswaran N., 1966. — Das sekundäre Xylem der Familie Dipterocarpaceae. *Bot. Jahrb.*, 85, 410.

Jong K., 1976. — Cytology of Dipterocarpaceae, in Burley, J. and Styles, B. T. (eds.). Tropical trees : variation, breeding and conservation. Academic Press. London, 1-10.

Jong K. & Lethbridge A., 1967. — Cytological studies in the Dipterocarpaceae I : Chromosome numbers of certain Malaysian genera. *Notes R. Bot. Gard. Edinb.*, 27, 175.

Heim F., 1892. — Recherches sur les Diptérocarpacées. Paris.

Maury-Lechon G., mss. 1975. — Fruits, Embryos and Seedlings in Dipterocarpaceae.

Maury-Lechon G., mss. 1976. — Anatomie des Embryons et Plantules.

Maury G., Muller J. & Lugardon B., 1975. — Notes on the morphology and fine structure of some pollen types in Dipterocarpaceae. *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 19, 241.

Ng. F. S. P., 1976. — Responses to leader-shoot injury in *Shorea platyclados*. *Mal. For.*, 39, 2, 92.

Pierre J. B. L., 1892. — Dipertocarpaceae in Flore Forestière de la Cochinchine., 3, Paris.

Symington C. F., 1943. — Foresters Manual of Dipterocarps. *Mal. For. Rec.*, 16.

Whitmore T. C., 1962. — Studies in systematic bark morphology. III. Bark taxonomy in Dipterocarpaceae. *Gard. Bull. Sing.*, 19, 321.

Source : MNHN, Paris

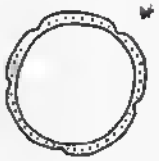
Table 1. Former genera in *Hopea* and *Shorea* based on species with short fruit sepals.

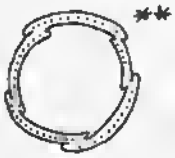
Present taxon :	Past assignation of species with sort fruit sepals
Hopea	
s. *Dryobalanoides* Miq.	
s.s. *Sphaerocarpae* (Heim) Ashton	*Balanocarpus* s. *Sphaerocarpae* Heim
s. *Hopeae*	
s.s. *Hopeae*	*Balanocarpus* s. *Pachynocarpoides* Heim
s.s. *Pierreae* (Heim) Ashton	*Pierrea* King (*Pierreocarpus* Ridl. ex Sym.)
Shorea	
s. *Shoreae* s.s. *Shoreae*	*Isoptera* Scheff. ex Burck
s. *Richetioides* Heim	*Richetia* Heim ; *Balanocarpus coriaceus* Brandis, *B. longiflorus* Foxw. ex Sym., *B. multiflorus* (Burck) Sym., *B. maximus* King, *B. pahangensis* Foxw.
s. *Brachypterae* Heim	*Pachychlamys beccarianus* Dyer ex Brandis
s. *Pachycarpae* Heim	*Pachychlamys gysbertiana* Ridl.
s. *Muticae*	*Balanocarpus hemsleyanus* King, *B. thisteltoni* King

Source : MNHN, Paris

Table 2 Classification in Dipterocarpoideae

Vateriopsis	+	∞	A	Fruit sepals *
Vateria	+	∞	A	valvate at base ;
Stemonoporus (incl. *Monoporanda*)	+-	5-15	A	calyx-cup vasculation
Cotylelobium	+	15	A	not overlapping in
Vatica				flower ; base of fruit
s. *Vaticae*		15	B	sepals no thicker than
s. *Sunapteae*		15	B	elsewhere ;
Upuna		∞	A	resin canals scattered
Anisoptera				
s. *Anisopterae*	+	15- ∞	B	x = 11
s. *Glabrae*	+	15	B	
Dipterocarpus	+	15- ∞	A	Tribe Dipterocarpi
Dryobalanops		∞	A	Fruit sepals **
Parashorea		15	A	imbricate at base ;
Hopea				
s. *Dryobalanoides*		10-15		calyx-cup vasculation
s.s. *Sphaerocarpae* (1 sp)	+	10-15		overlapping in flower ; base of sepals incrassate, fibrous and tuberculate ;
s. *Hopeae*		10- ∞		
s.s. *Pierreae*		15		
Neobalanocarpus		15	A	resin canals in tangential bands ;
Shorea				
s. *Shoreae*		∞	B	
s.s. *Barbatae*		∞	B	
s. *Neohopeae*		15	B	
s. *Pentacme*		15	A	x = 7
s. *Richetioides*		(10-)15(-17)	B	
s.s. *Polyandrae*		∞	A	Tribe Shoreae
Doonae		15	A	
Anthoshoreae	+-	15- ∞	B	
Brachypterae		15	B	
Smithianae		∞	B	
Pachycarpae		15	B	
Rubellae		15- ∞	A-	
Muticae		(10-)15	B	
Auriculatae		(10-)15	B	
Ovales		∞	B	





Source : MNHN, Paris

Table 3 . Classification of *Hopea*

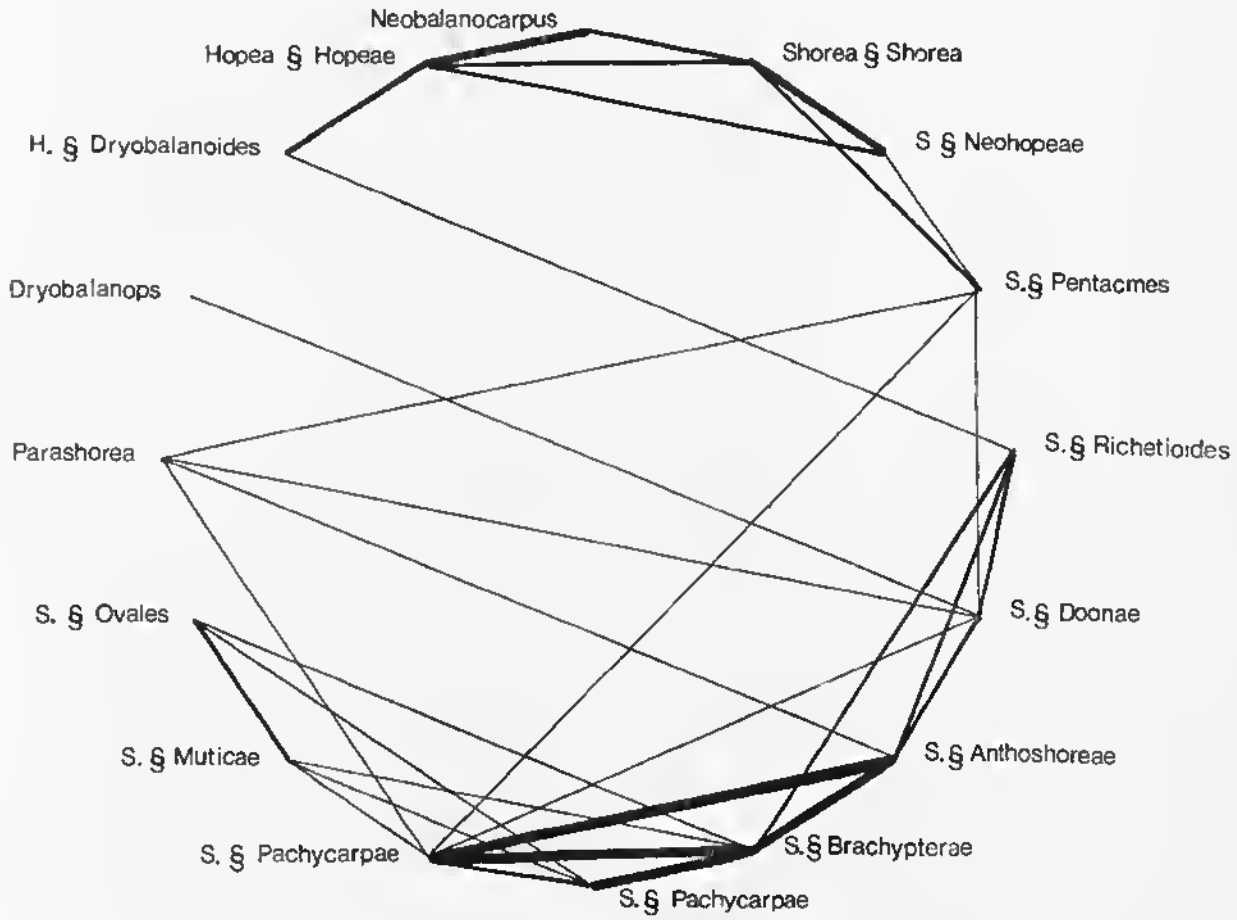
Définitions	Section *Hopeae* sect. *Euhopea* Miq.)		Section *Dryobalanoides* Miq.	
	Nervation scalariform ; panicles regularly branched, many flowered ; flowers pale. Bark surface smooth or evenly flaky. Wood with markedly heterogeneous rays ; without chambered parenchyma strands.		Nervation dryobalanoid or subdryobalanoid. Bark surface smooth, fissured or cracked, not evenly flaky. Wood with numerous chambered parenchyma strands ; rays not markedly heterogeneous.	
	Subsect. *Hopeae* (Gens. *Neisandra* Rafin., *Hoppea* Endl., *Petalandra* Hassk., *Dioticarpus* Dunn ; sects. *Petalandra* (Hassk.) Heim, *Balanocarpus* sects. *Pachynocarpoides* Heim, *Microcarpa* Heim) Leaf base equal or subequal ; raceme tomentose, not fascicled ; ovary and stylopodium ovoid, style evident.	Subsect. *Pierreae* (Gen. *Pierrea* Heim, *Pierreocarpus* Ridl. ex Sym.) Leaves large, elongate, unequal at base ; racemes glabrescent, fascicled. Ovary and stylopodium hourglass-shaped, elongate ; style short, obscure.	Subsect. *Dryobalanoides* (Gen. *Hancea* Pierre ; sect. *Hancea* Heim) Nervation dryobalanoid, panicle regularly branched, branchlets short ; bracteoles fugacious ; flowers many ; corolla pale ; ovary and stylopodium ovoid or pyriform.	Subsect. *Sphaerocarpae* (Heim) Ashton (*Balanocarpus* sect. *Sphaerocarpae* Heim) Nervation subdryobalanoid ; panicles irregularly branched, with long branchlets and few flowers ; bracteoles subpersistent; corolla dark red ; ovary and stylopodium truncate.
Exceptions	SiO_2 in xylem of *H. brevipetiolaris* (Thr.) Ashton. Panicle glabrous in : *H. pentanervia* Sym. *H. megacarpa* Ashton *H. samarensis* Gutierrez Leaves large, elongate, unequal at base in : *H. helferi* (Dyer) Brandis Leaves large, elongate ; ovary narrow, stylopodium prominent, slender, style, short but distinct in : *H. similis* Sloot. *H. forbesii* (Brandis) Sloot *H. aptera* Ashton *H. ultima* Ashton *H. novoguineensis* Sloot. *H. scabra* Ashton *H. nodosa* Sloot. *H. glabrifolia* C.T. White	*H. pachycarpa* (Heim) Sym. with chambered parenchyma strands. Leaves broad, base equal in : *H. glaucescens* Sym. *H. wyattsmithii* Wood ex Ashton	Ovary as in sect. *Sphaerocarpae* in : *H. treubii* Heim *H. griffithii* Kurz *H. pedicellata* (Brandis) Sym. *H. myrtifolia* Miq.	Leaves as in sect. subsect. *Hopeae*, panicles as in subsect. *Pierreae* in : *H. aequalis* Ashton *H. rudiformis* Ashton *H. sublanceolata* Sym. *H. nervosa* King

Source : MNHN, Paris

Table 4. Infrageneric Classification of *Shorea*

| | | |

Fig. 1 Schematic diagram of affinities within Brandis' tribe Shoreae



Source : MNHN, Paris

INTERPRÉTATION PHYLOGÉNIQUE DES CARACTÈRES DES POLLENS, FRUITS-GERMINATIONS, EMBRYONS ET PLANTULES DES DIPTÉROCARPACÉES

Gèma Maury-Lechon *.

Résumé — Des tendances évolutives et des lignées se dégagent à partir d'observations ontogéniques et de la morphologie comparative. Elles peuvent être reliées aux différents milieux des Diptérocarpacées. L'ontogenèse concerne des organes tels que le calice fructifère depuis la fleur jusqu'à la germination, ou tels que les cotylédons (morphologie et anatomie) depuis l'embryon mûr jusqu'à la jeune plantule. La morphologie comparative porte sur la structure exinique et les apertures du grain de pollen, et sur les types stomatiques de la première feuille plantulaire.

Summary — Ontogenetic observations and study of comparative morphology suggest evolutionary trends which can be related to different natural environments where Dipterocarps grow. Ontogenesis concerns the fruit-calyx from flower up to germination, and the cotyledons (morphology and anatomy) from mature embryo up to the young seedling. Comparative morphology take to the exine structure and apertures of pollen grain, and the stomatal types of the first seedling leave.

L'étude détaillée (Maury-Lechon, 1978) de plus de 200 caractères a mis en évidence trois grands groupes de caractères particulièrement importants concernant les organes suivants :

1. — le pollen par ses types aperturaux et la structure de l'exine (Maury, Muller, Lugardon, 1975),
2. — le fruit par l'ontogenèse depuis la fleur jusqu'à la germination, avec deux points prédominants : l'estivation du calice dans le fruit mûr et l'ouverture du fruit avec ou sans éclatement,
3. — la plantule par l'ontogenèse depuis l'embryon mûr jusqu'à la jeune plantule, en considérant deux aspects : les cotylédons (leur croissance post-germinative, leurs formes et crassulescence et leur anatomie depuis le nœud jusqu'au pétiole) et les épidermes foliaires (leurs types stomatiques et leur trichome).

Ces observations conduisent à une interprétation phylogénique qui serait en relation avec la diversité écologique des milieux où se développent les Diptérocarpacées.

Divers aspects.

1. Pollens.

Chez les espèces africaines, les pollens possèdent 3 sillons et 3 endoapertures (fig. 1-2), tandis que dans celles d'Asie, ils n'ont que 3 sillons (fig. 3-4).

Des ressemblances existent, en surface, entre pollens d'Afrique (fig. 5) et certains pollens asia-

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

tiques d'espèces à calice valvaire, dans le genre *Vatica* (fig. 7). L'exine est en effet lisse, et d'aspect tilioïde. Cependant la structure exinique est fondamentalement différente, puisque vue en coupe, elle comprend 4 strates en Afrique (fig. 6 : tectum, columelles, sole, et endexine mince), tandis qu'en Asie, l'exine des « Valvaires » ne possède que 2 strates (fig. 8 : 1 strate externe continue et ondulée dans laquelle tectum et columelles ne sont plus individualisés, et une strate interne réduite à de minces feuillets).

En Asie, deux types exiniques bien différents correspondent aux deux groupes des « Imbriqués » et des « Valvaires ». Chez les « Imbriqués », la surface est ornementée (fig. 12) et la structure comprend 3 strates : tectum, columelles et strate basale feuilletée (fig. 15 et 18) les profils des columelles sont en T. Chez les « Valvaires », les surfaces peu ornementées (fig. 10-11) ou lisses (fig. 9) correspondent à une structure à 2 strates (fig. 13 et 16) avec des profils en Y, V et U.

L'existence, chez *Shorea leprosula* (espèce à calice imbriqué), sur un même grain de pollen, de columelles en T (fig. 14 : extrême gauche) et d'autres columelles en Y (fig. 14 et 17), laisse à penser qu'un Asie, il pourrait y avoir eu passage de l'un à l'autre des 2 types exiniques à 3 ou à 2 strates. La microscopie électronique à transmission (fig. 17) suggère que les columelles en Y pourraient peut-être provenir, à la fois, de la réunion de columelles en T (épaisseur plus grande de ces columelles : fig 17, par rapport aux columelles en T : fig. 18) et de l'invagination du tectum qui les surplombe (les ornements de surface descendent dans le creux du Y : fig. 17). Si ces hypothèses s'avéraient exactes, il pourrait y avoir eu passage du type à 3 strates des « Imbriqués » vers le type à 2 strates des « Valvaires ». *C'est là le fait évolutif principal pour le grain de pollen.*

La découverte (Muller, 1975) de pollens fossiles qui dans les couches Miocène de Bornéo possèdent le type « Imbriqué » de *Shorea albida* confirmerait cette hypothèse.

Au niveau des surfaces, la mise en série des ornementations (fig. 9 à 12) montre le passage d'exines cannelées à ornements parallèles (fig. 12), vers des exines crotonoïdes à ornements triangulaires (fig. 11) dans le groupe des « Imbriqués », puis vers des exines presque lisses (fig. 10) et lisses (fig. 9) dans le groupe des « Valvaires ».

2. Fruits.

L'examen des fruits conduit à des conclusions semblables.

En Afrique, le calice fructifère développe 5 ailes et le péricarpe peut porter 3 sillons (fig. 19 a-b-c). Des aspects comparables existent en Asie dans le groupe des « Valvaires » : 5 ailes dans le genre *Dryobalanops* (fig. 20a), péricarpe à 3 sillons dans la plupart des genres (fig. 20 d-g-h-i). Cependant les péricarpes à sillons d'Afrique ont des tissus rigides, compacts dans la moitié interne et caverneux dans la moitié externe (fig. 19d). An Asie, au contraire, les péricarpes rigides ne portent pas de sillons, seuls les péricarpes souples en possèdent et sur les coupes leur aspect est caverneux.

Parmi les espèces asiatiques l'estivation du calice fructifère dans le fruit mûr sépare deux groupes : celles dont les sépales sont imbriqués (fig. 20 j-m-n) et celles dont les sépales sont valvaires (fig. 20 a-c-e).

L'ontogenèse depuis la fleur jusqu'au fruit mûr montre que les calices des très jeunes boutons floraux sont tous imbriqués, même chez les espèces dont le calice devient valvaire sur le fruit mature. *Ce passage ontogénique de l'estivation imbriquée à la disposition valvaire pourrait traduire la tendance évolutive principale du fruit.* Même si, phylétiquement, le sens devait être différent, ce qui importe le plus c'est de constater que les deux dispositions des sépales correspondent à une seule origine. Il convient cependant de noter que Heim (1892), Symington (1943) et Hutchinson (1969) ont déjà émis l'hypothèse que le groupe actuel le plus proche de la souche de la famille se trouverait parmi les espèces du groupe qui est ici qualifié de « Imbriqués ».

Bien que la majorité des fruits soit ailée, quelques espèces « Imbriquées » (fig. 20 m-n) et des genres ou sections entiers de « Valvaires » (fig. 20 b-c, g-h-i) sont aptères.

Du groupe des « Imbriqués » vers celui des « Valvaires » il y a donc passage : de la disposition imbriquée vers la disposition valvaire, des péricarpes rigides sans sillons vers des péricarpes souples avec sillons, et des fruits ailés vers les fruits aptères de plus en plus nombreux.

Source : MNHN, Paris

3. Plantules.

a) Cotylédons.

Au niveau des plantules, les différences entre les espèces des deux continents sont accentuées. En Afrique, les limbes cotylédonaires présentent une croissance post-germinative intense (fig. 21) et ils sont foliacés. En Asie, ils sont charnus (non foliacés) et leur croissance est terminée dans la graine (fig. 22) ; la germination ne provoque que leur déploiement.

L'aspect d'ensemble des plantules traduit de façon synthétique les différences évidentes qui existent entre les espèces d'Afrique et celles d'Asie : petites et grêles, avec des cotylédons minces très verts en Afrique, elles sont, au contraire, robustes et pourvues de cotylédons charnus, souvent de teinte veineuse, en Asie (fig. 21-22 : voir échelle).

Dans les espèces asiatiques, l'estivation des calices fructifères s'avère corrélée avec les caractères des cotylédons. Principalement bilobés et libres dans le groupe des « Imbriqués », ils sont, par contre, principalement entiers et emprisonnés dans le groupe des « Valvaires ».

En Afrique, l'ontogenèse montre le passage d'un petit cotylédon entier, subcirculaire (fig. 23a) et enrobé d'albumen dans la graine, vers un grand cotylédon plantulaire, de forme transverse dans le genre *Marquesia* (fig. 23b), et de forme allongée dans le genre *Monotes* (fig. 23c).

En Asie, la forme du cotylédon est la même dans la graine mûre et sur la plantule, mais les différents aspects peuvent être mis en série. Certains cotylédons ont des formes intermédiaires (fig. 24a) entre les types franchement bilobés (fig. 24 d-c) et les types franchement entiers (fig. 24 e-f), d'autres ont des formes intermédiaires (fig. 24b) entre les formes clairement allongées (fig. 24 d-f) et les formes clairement transverses (fig. 24 c-e).

Ces cotylédons intermédiaires suggèrent qu'en Asie formes bilobées et formes entières pourraient dériver d'une souche commune, et que, dans chacun de ces types, il pourrait y avoir eu passage à des formes soit transverses, soit allongées. Ici encore, le fait important n'est pas la direction dans laquelle ces passages se sont produits, mais *la constatation qu'une seule souche ait pu conduire aux différentes formes asiatiques actuelles.*

b) Épidermes.

Les stomates des premières feuilles plantulaires, comme les grains de pollen, font apparaître quelques ressemblances de surface entre les *Monotoideae* (fig. 25) et certaines espèces asiatiques à calice valvaire telles que *Dipterocarpus exalatus* par exemple (fig. 27). Cependant, les types stomatiques correspondant à ces aspects de surface diffèrent : anomocytiques seulement chez *Monotes* (fig. 26), ils sont *anisocytiques*, et anomocytiques, chez *Dipterocarpus* (fig. 28).

Les épidermes foliaires permettent de retrouver les deux groupes d'espèces asiatiques basés sur l'estivation des calices. Vus en surface, les stomates surtout allongés et en creux, et les cuticules sans striation nette, correspondent au groupe des « Imbriqués » (fig. 30-31). Les stomates surtout ronds et en relief et les cuticules nettement striées caractérisent le groupe des « Valvaires » (fig. 32-33). Par ailleurs, les types stomatiques à forte tendance paracytique (fig. 35) n'existent que dans le groupe des « Imbriqués », tandis que les types nettement cyclocytiques (fig. 36) ou anisocytiques (fig. 37) ne se trouvent que dans le groupe des « Valvaires ».

Il faut d'ailleurs remarquer que dans ce groupe des « Valvaires » les types cyclocytiques correspondent aux genres *Vatica*, *Vateria*, *Stemonoporus* et *Cotylelobium* (groupe des « Valvaires II » ou tribu proposée des Vaticae [1]) et les types aniso-anomocytiques aux genres *Dryobalanops*, *Anisoptera* et *Dipterocarpus* (groupe des « Valvaires I » ou tribu proposée des Dipterocarpae [1]).

La présence de types intermédiaires, que l'on peut qualifier de anomo-cyclo-paracytiques, chez certaines espèces comme *Shorea talura* (fig. 34), permet d'envisager un passage possible de l'un à l'autre de ces types. Ici encore, le point intéressant n'est pas le sens évolutif, mais la constatation que des

1. Maury-Lechon, dans cette publication : « Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules ».

Source : MNHN, Paris

relations existent entre les types extrêmes très différents, grâce à l'épiderme intermédiaire de *Shorea talura*. D'autres épidermes portent des stomates intermédiaires entre les types paracytiques et cyclocytiques d'une part, ou entre les types paracytiques et anisocytiques d'autre part. Seul celui de *S. talura* relie la totalité des types asiatiques. A la limite, il permettrait peut-être même d'envisager un éventuel passage entre formes d'Asie et formes d'Afrique.

L'ontogenèse révèle que le fait important pour les épidermes c'est avant tout l'*existence de 2 types de cloisonnements*, l'un droit avec des cloisons parallèles entre elles (fig. 39a), l'autre oblique avec des cloisons obliques entre elles (fig. 39b). *Le cloisonnement droit conduit aux types paracytiques* et le *cloisonnement oblique donne des types anisocytiques et cyclocytiques*.

c) Anatomie.

La différence anatomique essentielle est l'absence systématique de canaux sécréteurs dans les nœuds cotylédonaires des espèces d'Afrique (fig. 40-41-42), et leur présence, tout aussi systématique, dans les nœuds des espèces d'Asie (fig. 43 à 49).

L'ontogenèse des structures depuis la base du nœud (fig. 44) jusqu'à la base du pétiole (fig. 46), puis jusqu'à son sommet (fig. 47), montre toujours *une multiplication*, plus ou moins intense, *des faisceaux vasculaires et des canaux sécréteurs*. Aucune espèce n'a révélé de soudure des faisceaux ou des canaux.

Si, par accélération des multiplications, les faisceaux se dédoublent *avant* leur détachement du cylindre central, le nœud possède alors 5 lacunes au lieu de 3. Si, par une accélération encore plus forte, la structure du sommet du pétiole se trouve réalisée *dans le nœud*, celui-ci possèdera un nombre encore plus grand de lacunes. Par des multiplications accélérées on passe donc des types structuraux simples vers des types de plus en plus complexes. Ceci se produit : dans une même espèce d'une plantule à l'autre, ou dans un même genre ou une même section d'une espèce à l'autre.

L'espèce *Shorea talura* (calice imbriqué) montre ainsi le passage du type unilacunaire 1/1 (fig. 48a) au type unilacunaire 1/3 (fig. 48b).

Certaines plantules de *Vatica wallichii* possèdent, à la base du nœud le type 1/3, et au sommet du même nœud le type $1/x > 3$ (fig. 48c) obtenu par multiplication des faisceaux et des canaux.

D'autres plantules de *Shorea talura* ou de *Shorea curtisii* montrent le passage du type 1/3 au type 3/3 (fig. 48d). Tous les intermédiaires existent entre le type 3/3 et les types plus complexes à 5 (fig. 48e), 6, 7 ou 8 (fig. 48f) et même 9 et 10 lacunes (fig. 48g).

L'ontogenèse de la nervation pétiolaire montre la même multiplication des faisceaux et des canaux (fig. 49).

Dans le groupe des « Imbriqués » les structures sont simples à moyennement complexes. Dans celui des « Valvaires » on retrouve les structures les plus complexes. La même tendance vers une complexité croissante existe dans les deux groupes.

Conclusions.

Étant donné les ressemblances apparentes et les différences réelles qui existent entre espèces africaines et espèces asiatiques, on peut considérer que deux lignées ont évolué parallèlement, l'une en Afrique (Monotoïdées), l'autre en Asie (Diptérocarpoïdées).

Dans la lignée asiatique, les formes intermédiaires et l'ontogenèse des organes semblent montrer qu'une souche commune a très probablement donné les deux grandes sous-lignées des Imbriqués et des Valvaires. Chacune d'elles se subdivise a son tour en 2 rameaux : rameau des Hopéées [1] et rameau des Shoréées [1] pour les Imbriqués, rameau des Dipterocarpées [1] et rameau des Vatieées [1] pour les Valvaires.

La grande plasticité de certaines espèces actuelles comme *Shorea talura*, *Shorea curtisii* et *Vatica wallichii*, permet de comprendre les mécanismes évolutifs. Chacune d'elles possède des types structu-

1. Maury-Lechon, dans cette publication « Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germination, embryons et plantules des Diptérocarpacées ».

Source : MNHN, Paris

raux qui caractérisent différents genres ou sections de la famille. Cela prouve bien qu'un même stock génétique peut conduire aux différents taxons asiatiques, par fixation de l'un ou l'autre des divers aspects que peut présenter chaque caractère.

Ce travail repose sur les caractères pollinıques et juvéniles, c'est-à-dire sur les deux phases les plus critiques de la vie du végétal : la pollinisation et la germination. A ces deux moments le devenir de l'espèce dépend en totalité de la survie, soit d'un petit prothalle isolé dans l'espace : le grain de pollen, soit d'une petite colonne de tissus méristématiques : l'axe hypocotyle-radicule de la plantule.

Cette survie est fonction des conditions écologiques du milieu (humidité en premier lieu) et des possibilités adaptatives de la plante (c'est-à-dire de son stock génétique) en cas de changement du milieu. Pollen et plantule peuvent donc exprimer les potentialités évolutives du végétal.

Les trois espèces qui précèdent se trouvent justement dans des milieux contraignants, soit par le climat (*Shorea talura*), soit par l'altitude (*Shorea curtisii*), soit par le sol instable et partiellement salé (*Vativa wallichii*). Les structures traduiraient ainsi les conditions écologiques du milieu qui sont le plus contraignantes.

D'après les données paléobotaniques, on peut penser qu'en Asie du Sud-Est des conditions climatiques stables, chaudes et humides, se seraient maintenues depuis le tertiaire jusqu'à nos jours (Muller, 1964, 1966, 1968, 1975) à l'exception de quelques brèves périodes pendant le quaternaire. Pendant ces mêmes périodes une dessiccation générale transformait le climat africain.

Les fossiles montrent que des Diptérocarpacées bien différenciées, comprenant déjà la plupart des genres actuels, existent au milieu du tertiaire. Il n'est donc pas surprenant que les pollens, fruits et plantules actuels reflètent, par leurs structures, les grandes modifications climatologiques des temps passés.

En Afrique, en effet, le climat desséchant correspond à des exines épaisses à 4 strates, qui protègent bien la partie vivante du grain de pollen. Les sillons seuls permettraient les mouvements de ce grain ; l'endo-aperture assure la sortie du tube germinatif.

En Asie, au contraire, le climat humide stable correspond à des exines minces, à 2 strates, qui sont très flexibles sur toute leur surface, et qui permettraient des contractions rapides de l'exine toute entière, évitant ainsi la déshydratation. Le sillon ne serait plus ici qu'une bande d'exine amincie se déchirant au cours de la germination.

De la même manière, les fruits africains possèdent les péricarpes les plus hermétiques. Les fruits des *Monotes* sont indéhiscents, leurs graines sont protégées par des téguments durs et leur pouvoir germinatif se conserve au moins pendant 8 ans (essai au laboratoire). Dans la nature, les graines africaines de Diptérocarpacées ne germent que lorsque les conditions sont favorables.

En Asie, la germination se produit généralement dans les 8 jours qui suivent la chute du fruit. Or, les téguments sont extrêmement mous, et le pouvoir germinatif ne dure que quelques jours. Il faut donc que maturité des graines et période des pluies coïncident.

Les plantules africaines sont petites, leurs cotylédons trés verts, et dépourvus de réserves. Elles se caractérisent par une croissance rapide, avec formation de nombreuses feuilles en peu de temps. Ceci implique un milieu découvert, trés éclairé, assurant une photosynthèse immédiate dés la germination. Ces plantules se trouvent en savane ou en forêt claire.

En Asie, les plantules sont grandes, robustes et leurs cotylédons crassulescents remplis de réserves. Ces plantules poussent sous le couvert forestier, en milieu sombre. Grâce à leur réserves, elles peuvent attendre, en vie latente, la chute d'un arbre qui, laissant passer la lumière, permettra le démarrage effectif de la photosynthèse, donc le dévcloppement de la tige feuillée.

Les cotylédons asiatiques bilobés, du groupe des Imbriqués, écartent leurs lobes au moment de la germination, provoquant ainsi l'éclatement et la dislocation du péricarpe puis la chute de ses fragments. Ces plantules caractérisent surtout les sous-bois très humides.

Au contraire, les cotylédons entiers dépourvus de lobes, du groupe des Valvaires, restent souvent dans le péricarpe, à l'abri de la déshydratation. Ces plantules peuvent ainsi s'implanter dans les milieux plus secs et plus ouverts tels que crêtes rocheuses, marécages temporaires, lisières, chablis. Or les genres les plus typiques du groupe des Valvaires : *Stemonoporus*, *Vateria* et *Vatica*, poussent aux Seychelles,

Source : MNHN, Paris

en Inde et à Ceylan, dans la partie asiatique qui a subi un dessèchement relatif au cours du Tertiaire.

Les ressemblances entre *Monotoideae* et *Dipterocarpoideae* se situent donc au niveau des espèces asiatiques qui ont subi des contraintes écologiques comparables (milieux plus ouverts, plus secs). Étant donné que ces ressemblances de surface correspondent à des structures internes différentes, il pourrait y avoir eu convergence et non filiation réelle (exposé détaillé des relations entre caractères et milieu dans Maury-Lechon 1978 : sous-presse, p. 378-383, ainsi que p. 83-84, 105-106, 140-142, 223-234, 327-330).

Toutes ces observations donnent encore à penser que les forêts tropicales asiatiques, par la constance de leur climat, auraient lentement permis une grande diversification, et *la survie de toutes ces expressions*, tandis qu'en Afrique le dessèchement aurait provoqué une évolution rapide et orientée vers les seules structures qui permettaient la survie en milieu exposé.

RÉFÉRENCES

Heim F., 1892. — Recherches sur les Diptérocarpacées. Thèse : 1-186 et planches.

Hutchinson J., 1959. — The families of flowering plants, 1, Dicotyledons. *Oxford Univ. Press.*

Hutchinson J., 1969. — Evolution and phylogeny of flowering plants. *Academic Press. London and New York*, 1-717.

Maury-Lechon G., 1977. — *Dans cette publication* — Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germination, embryons et plantulss des Diptérocarpacées.

Maury-Lechon G., 1978. — (sous prssse) — Diptérocarpacées : du fruit à la plantule. *Thèse Doct. Etat Sc. Toulouse*, I, 1-432 ; II, 1-344.

Maury G., Muller J. et Lugardon B., 1975. — Notes on the morphology and fine structure of the exine of some pollen types in Dipterocarpaceae. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 19 : 241-289.

Muller J., 1964. — A palynological contribution to the history of the mangrove vegetation in Borneo. *Ancient Pacific Floras. Univ. of Hawai Press*, 33-42.

Muller J., 1966. — Montane pollen from the tertiary of N.W. Borneo. *Blumea*, 14 (1) : 231-235.

Muller J., 1968. — Palynology of the Pedawan and Plateau Sandstone formations (Cretaceous-Eocene) in Sarawak, Malaysia. *Micropaleontology*, 14 (1) : 1-37.

Muller J. & Anderson J. A. R., 1975. — Palynological study of a Holocene peat and a Miocene coal deposit from N.W. Borneo. *Rev. Paleobot. Palynol*, 19 : 291-351.

Symington C. F., 1943. — Forester's Manual of Dipterocarps. *Malay. For. Rec.* N° 16 : 1-244, Kuala-Lumpur.

Source : MNHN, Paris

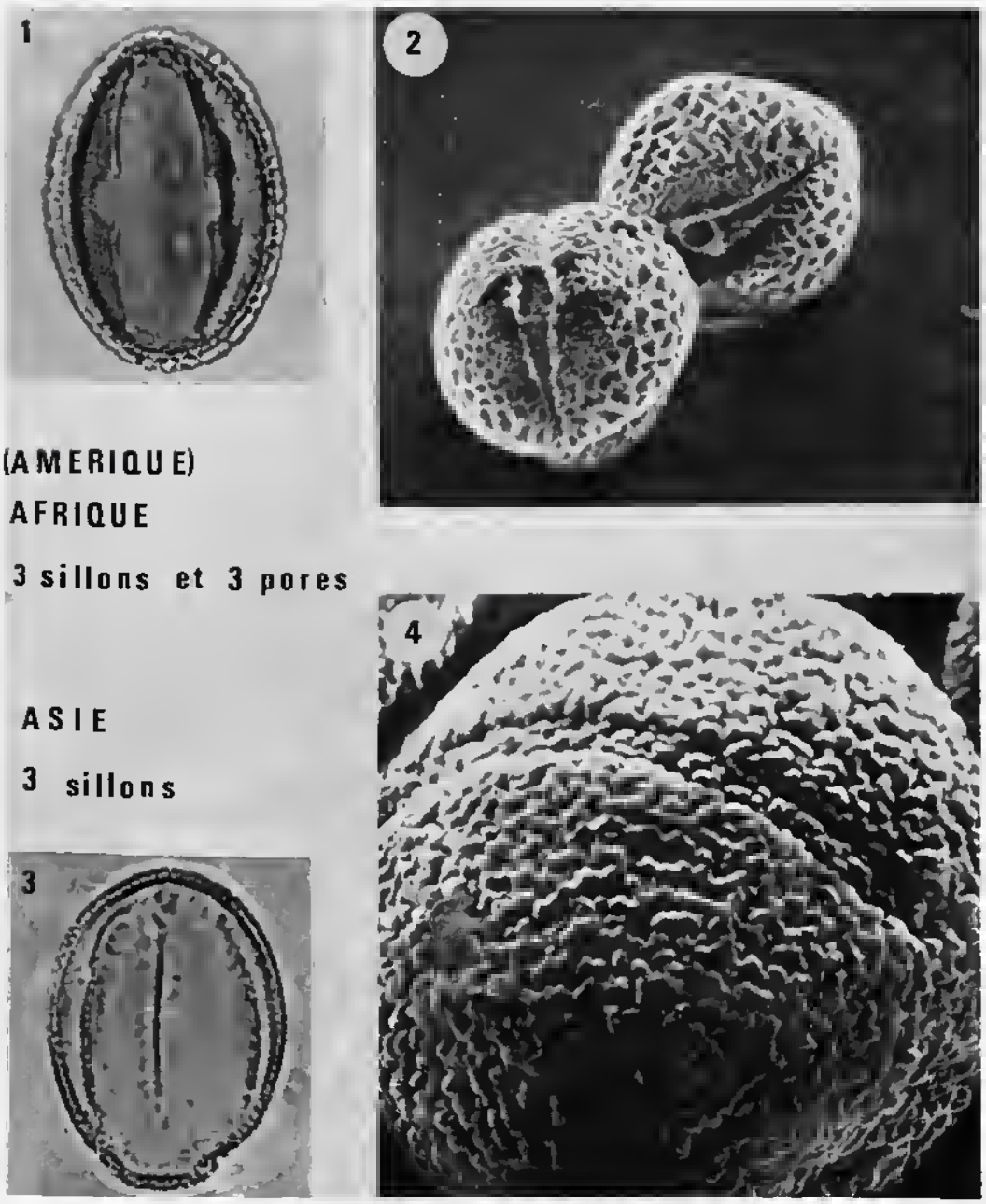
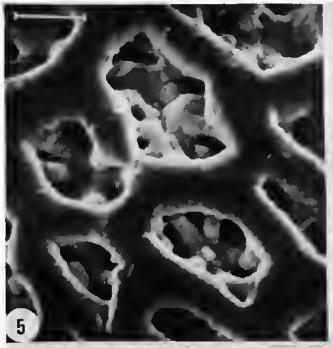
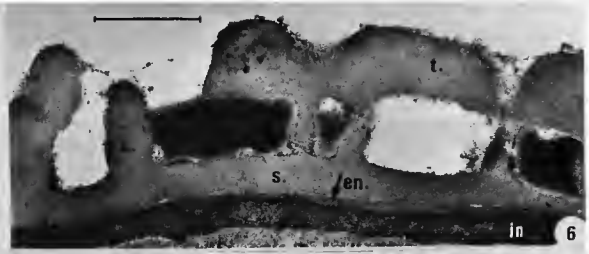


Fig. 1-2. — Grains de pollen tricolporés de *Monotes kerstingii* Gilg (1 : × 1 000, 2 : × 1 650).

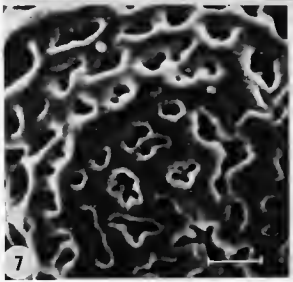
Fig. 3-4. — Grains de pollen tricolpés de *Anisoptera scaphula* (Rox.) Pierre (3 : × 1 000) et de *Dipterocarpus pseudofagineus* Foxw (4 : × 1 950).

Source : MNHN, Paris





AFRIQUE : structure tilioide et 4 strates exiniques



ASIE : structure tilioide et 2 strates exiniques

FIG. 5-6. * — Exine de *Monotes katangensis* de Wild, disposition tilioide des columelles et surface lisse (5 : × 18 000) et structure à 4 strates (6 : × 28 000) avec tectum (t), columelles (c.), sole (s.) et endexine réduite (en.), intine présente (in.).

FIG. 7-8. * — Exine de *Vatica wallichii* Dyer, aspect tilioïde et surface lisse (7 : × 14 000) et structuture à 2 strates (8 : × 36 000) avec une strate externe ondulée (s.e.) et une strate interne très mince feuilletée (s.i.), intine présente (in.).

* photos MAURY, MULLER, LUGARDON (1975)

Source : MNHN, Paris

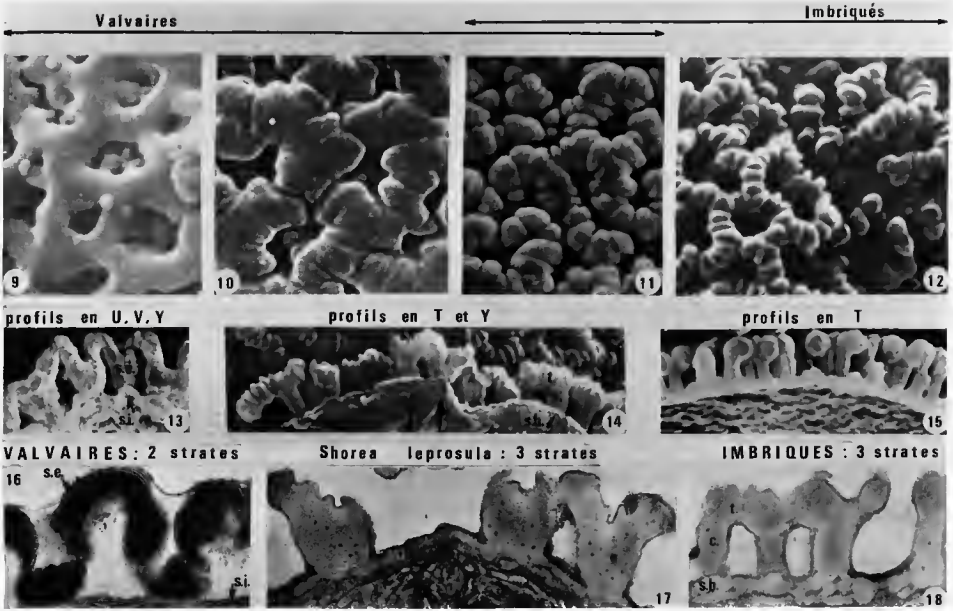


Fig. 9-18. * — Exine d'espèces asiatiques ; 9-12 : surfaces ; 13-18 : structures. 9 : *Vatica papuana* Dyer (× 22 000) tectum lisse, aspect tilioïde ; 10 : *Dipterocarpus grandiflorus* Blanco (× 13 000), tectum presque lisse, strate externe continue ; 11 : *Drybalanops rappa* Beccari (× 24 000), tectum erotonoïde, cet aspect existe chez certains *Shorea* aussi ; 12 : *Shorea leprosula* Miquel (× 24 800), tectum cannelé, sillon étroit (en diagonale à droite) ; 13 : *Dipterocarpus conferlus* V. Slooten (× 7 600), exine à 2 strates, strate externe continue (s.e.), strate interne mince (s.i.) ; 14 : *Shorea leprosula* (× 19 200), exine à 3 strates, tectum, columelles et strate basale interne, les profils (indiqués par les flèches) sont en T (à gauche) et en Y (au centre) ; 15 : *S. albida* Symington (× 18 400), exine à 3 strates ; 16 : *Vatica wallichii* (× 40 000), exine à 2 strates, une externe continue (s.e.), une interne feuilletée mince (s.i.) ; 17-18 : *Shorea leprosula* (× 50 000), 17 : profils en Y ; 18 : profils en T et strate basale feuilletée (s.b.), tectum (t.) et columelles (c.).

* photos Maury, Muller Lugardon (1975)

Source : MNHN, Paris

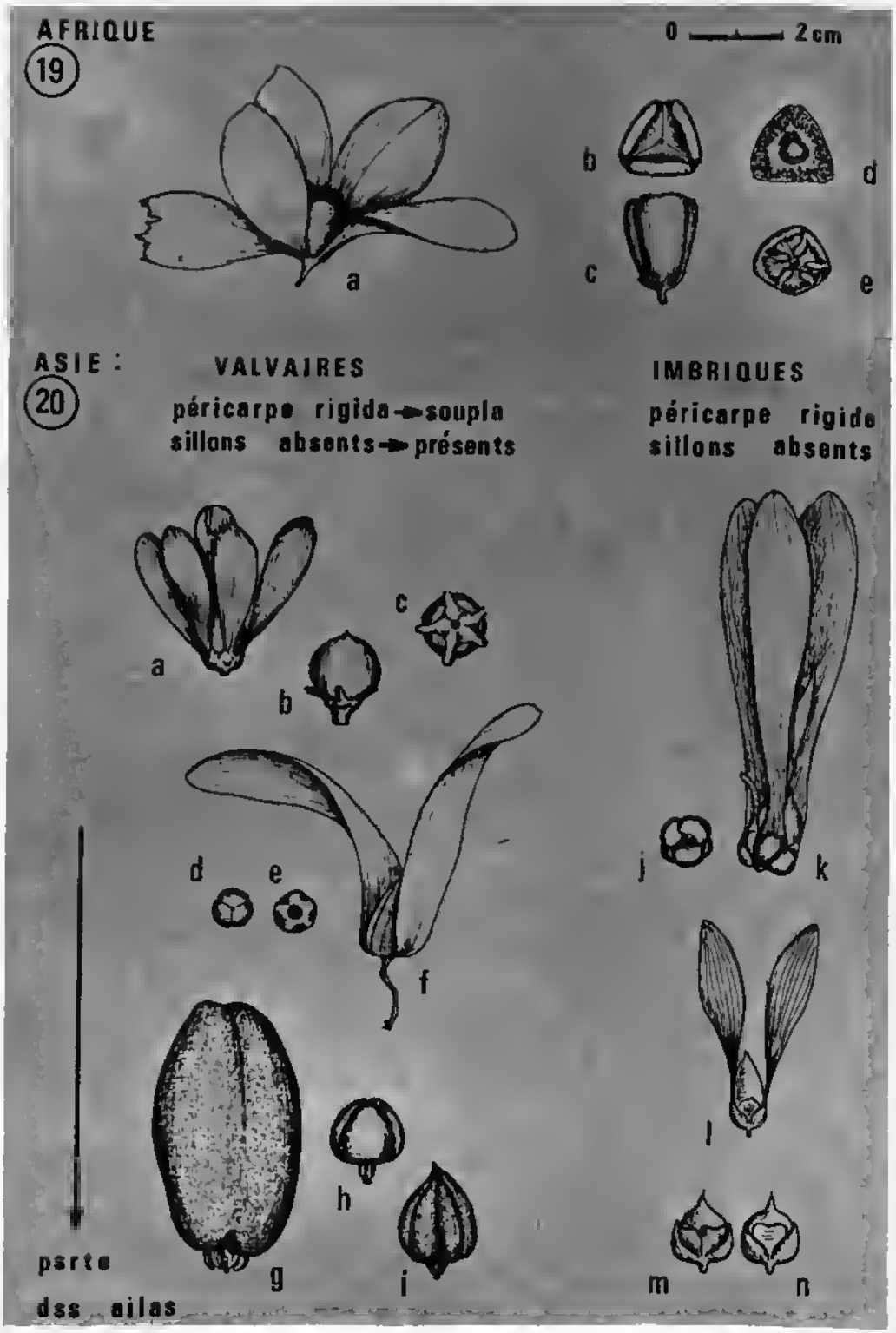


Fig. 19-20. — Fruits ; 19 : *Monotes madagascariensis* Humb., a : fruit entier, b-e : fruit sans calice, b : vue apicale, c : vue latérale, d : téguments du péricarpe caverneux dans la moitié externe et compacts dans la moitié interne, 2 loges ovariennes réduites avec des ovules avortés, loge centrale avec ovule bien développé, e : disposition valvaire, base du calice dont les ailes sont sectionnées ; 20 a-c : *Dryobalanops*, a : *D. aromatica* Gaertn. f., b-c : *D. oblongifolia* Dyer, c : sépales valvaires, vue basale du fruit ; 20 d-e : *Cotylelobium malayanum* V. Slooten, vues apicale (d) et basale (e) du fruit (sépales valvaires) ; 20 f : *Vatica maingayi* Dyer ; 20 g : *Vatica papuana*, sépales réfléchis lignifiés mais non accrescents ; 20 h : *Stemonoporus oblongifolius* Thw. sépales réfléchis, non accrescents ; 20 i : *Stemonoporus reticulatus* Thw. ; 20 j-k : *Shorea smithiana* Symington, j : base imbriquée des sépales, k : fruit ailé ; 20 l : *Hopea mengarawan* Miquel, fruit ailé, sépales imbriqués ; 20 m-n : *Hopea minima* Symington, fruit aptère, sépales imbriqués.

Source : MNHN, Paris

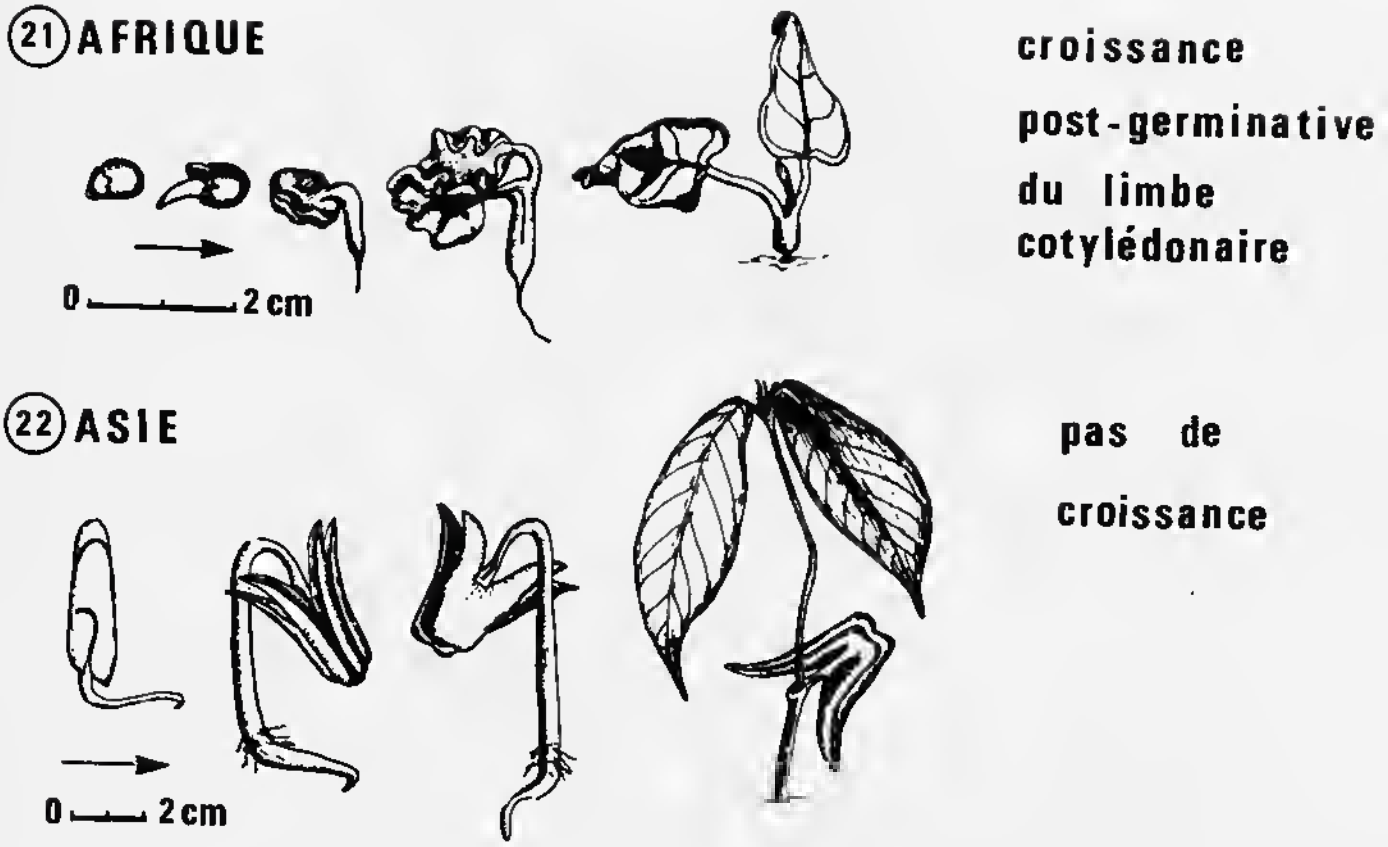


Fig. 21-22. — Germinations ; 21 : *Monotes kerstingii*, les cotylédons se déploient et doublent de surface ; 22 : *Shorea maxima* (King) Symington, simple déploiement des limbes cotylédonaires, péricarpe et téguments de la graine enlevés manuellement sur le premier stade (extrême gauche).

Source : MNHN, Paris

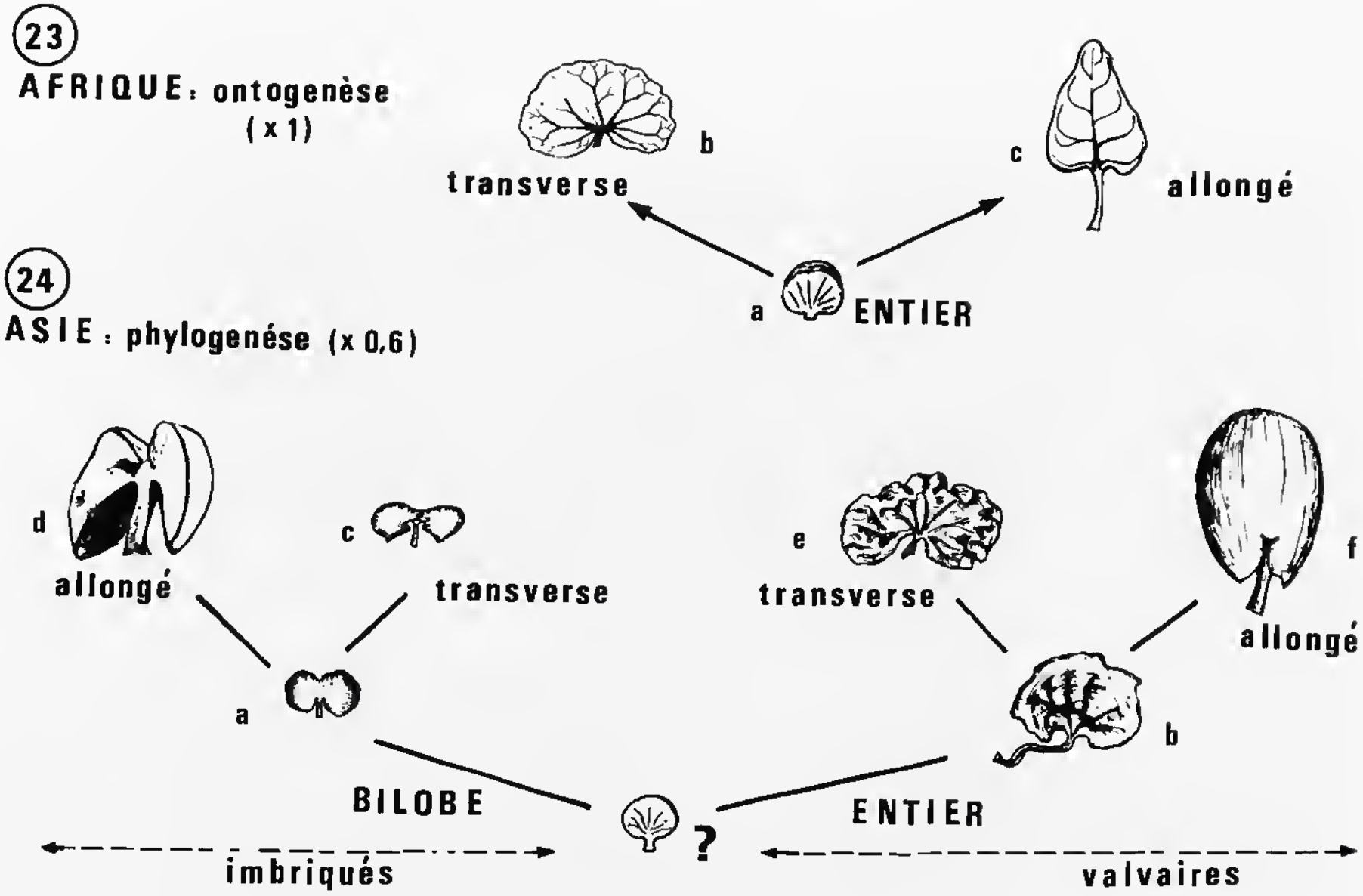


Fig. 23. — Ontogenèse des limbes cotylédonaires de *Marquesia excelsa* (Pierre) R. E. Fries (a-b) et de *Monotes kerstingii* (a-c).

Fig. 24. — Phylogenèse éventuelle des formes cotylédonaires en Asie ; a : *Shorea bracteolata* Dyer, b : *Vateria seychellarum* Dyer, c : *Shorea materialis* Ridley, d : *S. macrophylla* (De Vr.) Ashton, e : *Dryobalanops aromatica*, f : *Vatica papuana*.

Source : MNHN, Paris

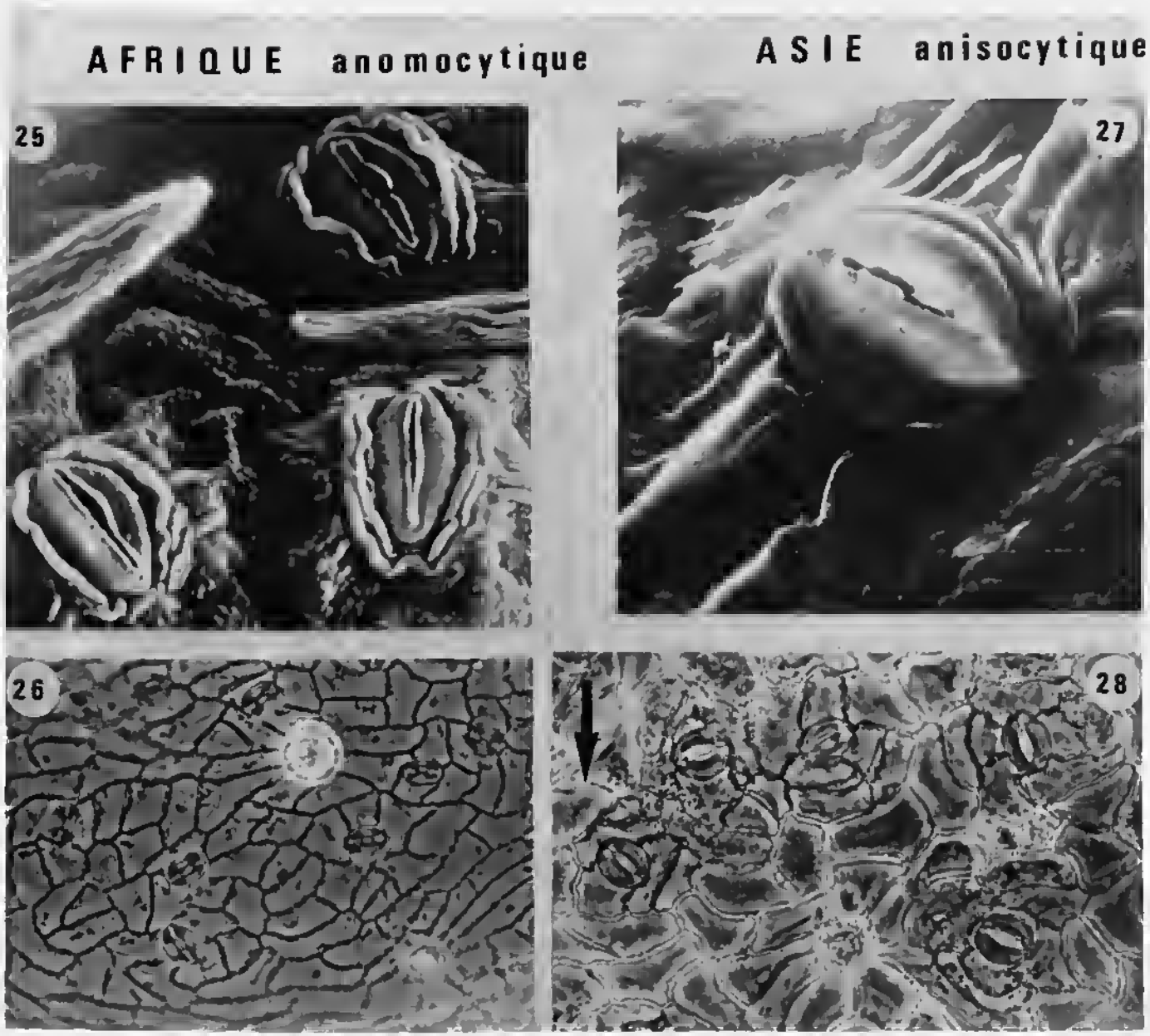


Fig. 25 à 28. — Épidermes plantulaires ; 25 : *Monotes madagascariensis* (× 2 000), rebords entourant les stomates ; 26 : *Marquesia excelsa* (× 480) types stomatiques anomocytiques ; 27 : *Dipterocarpus exalatus* V. Slooten (× 2 200), rebords autour du stomate ; 28 : *D. appendiculatus* Scheff. (× 480), types anisocytique (flèche) et anomocytique (les autres stomates).

Source : MNHN, Paris

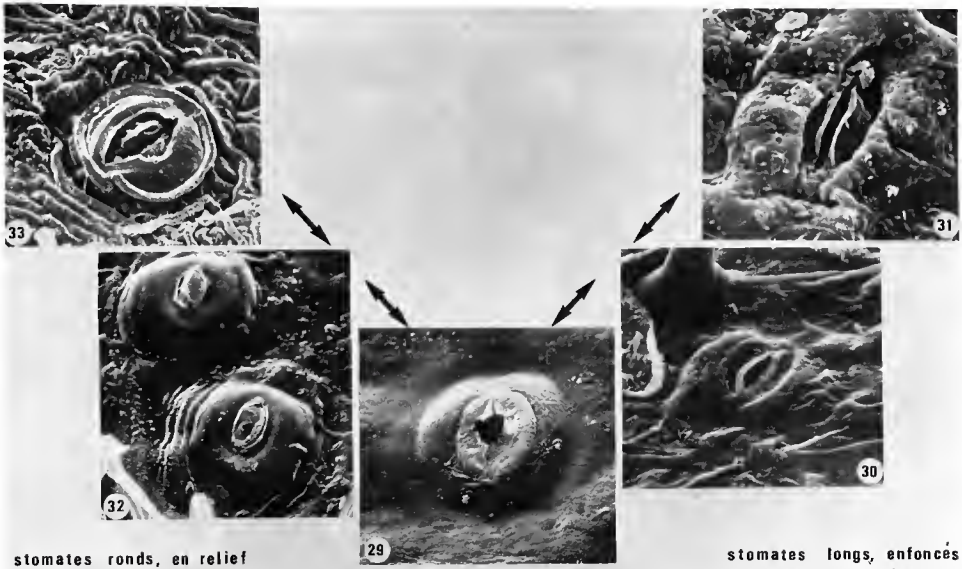


FIG. 29 à 33. — Sériation des surfaces épidermiques ; 29 : *Stemonoporus acuminatus* Beddome (× 2 200), cet aspect existe chez certains *Hopea* ; 30 : *Shorea flava* Meijer (× 2 150) 31 : *Parashorea aff. stellata* Kurz ; 32 : *Cotylelobium scabriusculum* (× 2 000) ; 33 : *Vateria copallifera* (Retz) Alston, (2 000).

Source : MNHN, Paris

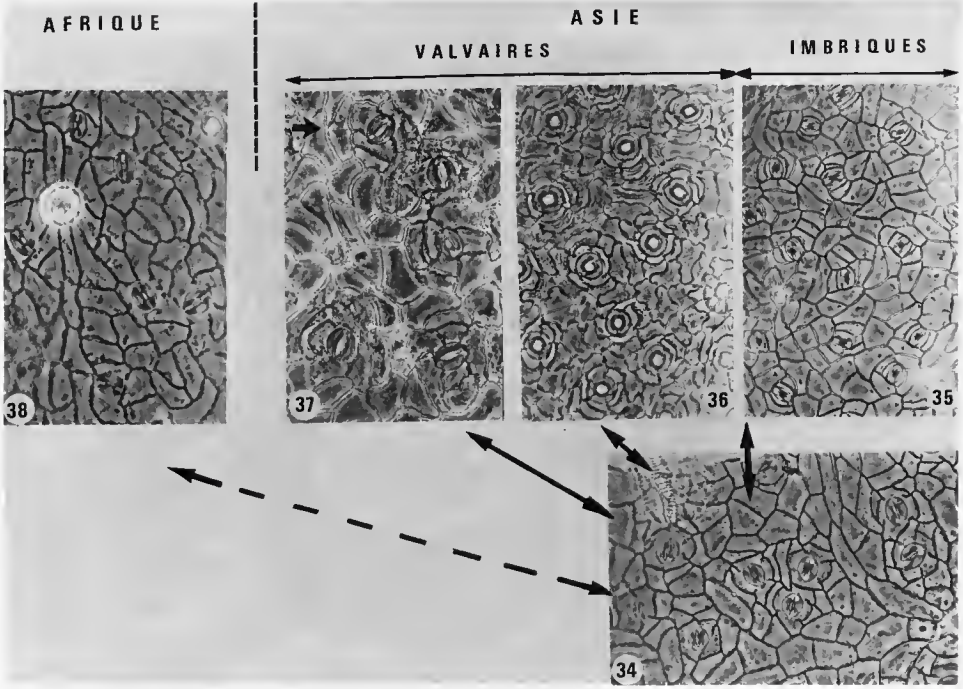


Fig. 34 à 38. — Sériation des types stomatiques plantulaires (×480) ; 34 : *Shorea talura* Roxburg, type intermédiaire anomo-cyclo-paracytique, 35 : *S. maxima*, type paracytique ; 36 : *Vatica stapfiana* (King). V. Slooten, type cyclocytique ; 37 : *Dipterocarpus appendiculatus*, type anisocytique(en haut) ; 38 : *Marquesia excelsa* (× 600), type anomocytique.

Source : MNHN, Paris

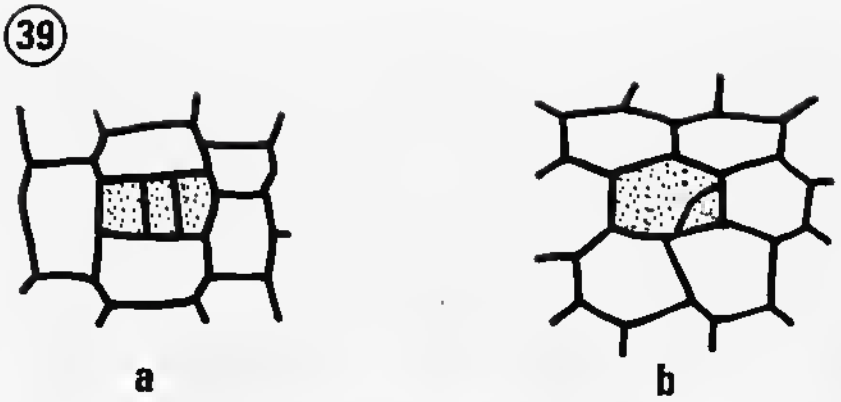


Fig. 39. — Types de cloisonnements, a : droit (*Shorea glauca*, par exemple), b : oblique (*Dipterocarpus costulatus*, par exemple).

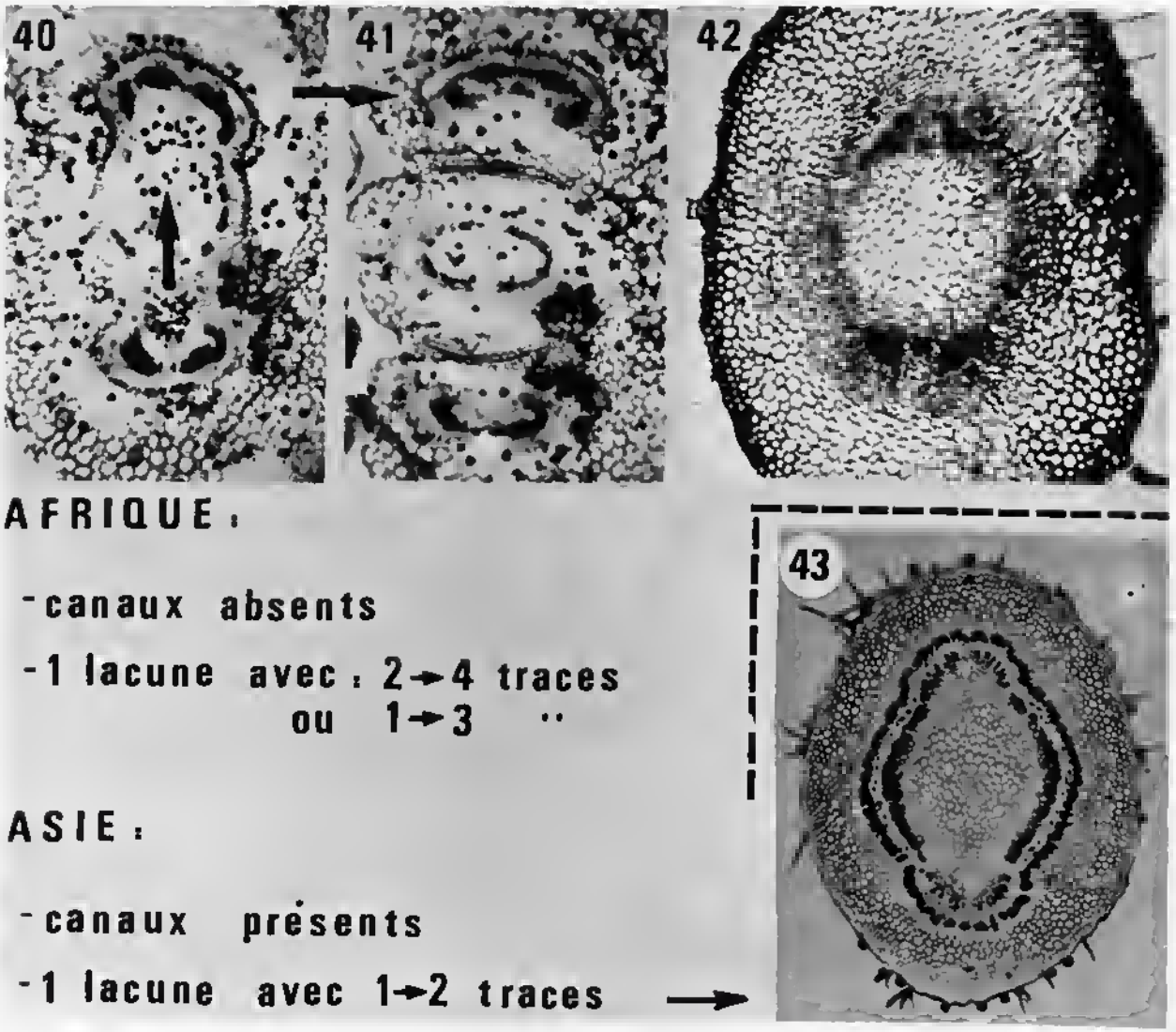


Fig. 40 à 43. — Structures nodales cotylédonaires ; 40-41 : *Monotes kerstingii* (× 60), 40 : 2 traces vasculaires (cotylédon du bas) se dédoublent (cotylédons du haut), 41 : dédoublement terminé pour le cotylédon du haut. Le flèches indiquent le sens des étapes. Les 2 cotylédons d'un même nœud ne se trouvent pas au même stade, celui du haut est en avance sur celui du bas. Absence de canaux sécréteurs ; 42 : *Marquesia excelsa* (× 60), 2 grandes traces latérales et une petite au centre, absence de canaux ; 43 : *Vatica maingayi* (× 30), une trace qui se dédouble et 1 canal sécréteur net par cotylédon.

Source : MNHN, Paris

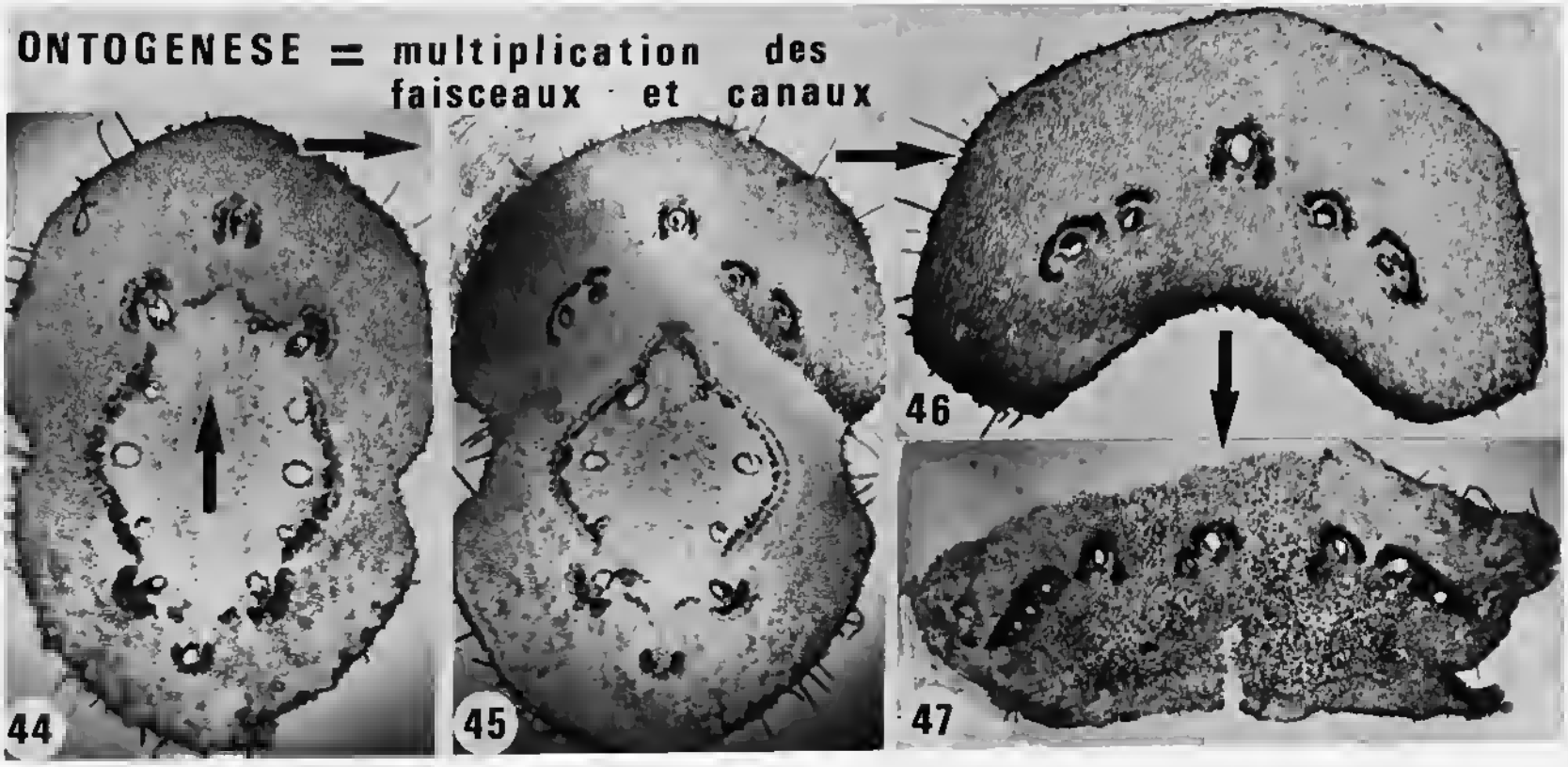


Fig. 44 à 47. — Ontogenèse de la vascularisation, *Shorea oleosa* Meijer (× 20) ; 44 : base du nœud cotylédonaire, 3 lacunes, 1 canal par lacune (cotylédon du bas), dans les lacunes latérales canal et faisceau vont se dédoubler (cotylédon du haut, lacune de gauche) ; 45 : dédoublement achevé (cotylédon du haut), il y a 3 lacunes et 5 canaux et faisceaux ; 46 : base du pétiole, les faisceaux et canaux du centre et des extrémités latérales vont se multiplier ; 47 : sommet du pétiole cotylédonaire, multiplications achevées.

Source : MNHN, Paris

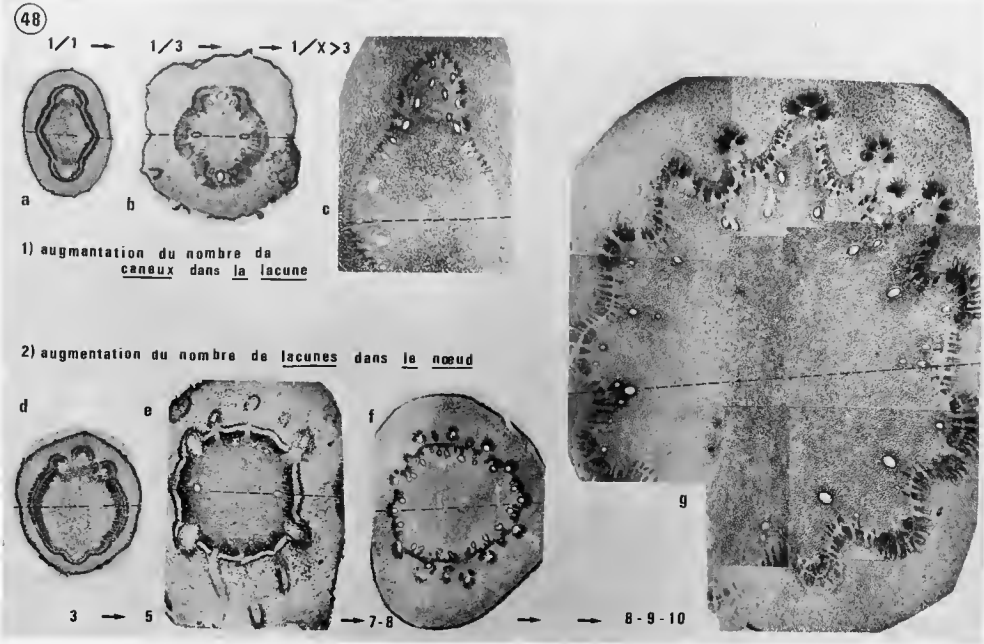


FIG. 48. — Sériation des structures nodales cotylédonaires (les pointillets indiquent le demi cylindre qui correspond à 1 cotylédon) ; a : *Shorea talura* (× 25), 1 lacune avec 1 canal et 2 traces (type 1/1) ; b : *S. resinosa* Foxworthy (× 20), 1 lacune avec 3 canaux et 2 traces (type 1/3) ; c : *Vatica papuana* (× 20), 1 lacune avec une multitude de canaux et de traces (type 1/x > 3) ; d : *Shorea leprosula*, 3 lacunes, 3 canaux et nombre de traces inférieur à 3 (type 3/3) ; e : *Diptercarpus zeylanicus* Thwaites (× 20), 5 lacunes et 5 canaux et 1 à 3 traces (type 5/5) ; f : *Stemonoporus reticulatus* Thw. (× 20), 7 ou 8 lacunes et 7-8 canaux (types 7/7 ou 8/8) qui tendent à se dédoubler (cotylédon du bas) donc à passer aux types 7/x > 7 et 8/x > 8 ; g : *Vateria copallifera* (× 20), 9 lacunes et plus de 9 canaux, nombre de traces supérieur à 3 (type 9/x > 9), dans chaque lacune canal et faisceaux se dédoublent activement.

Source : MNHN, Paris

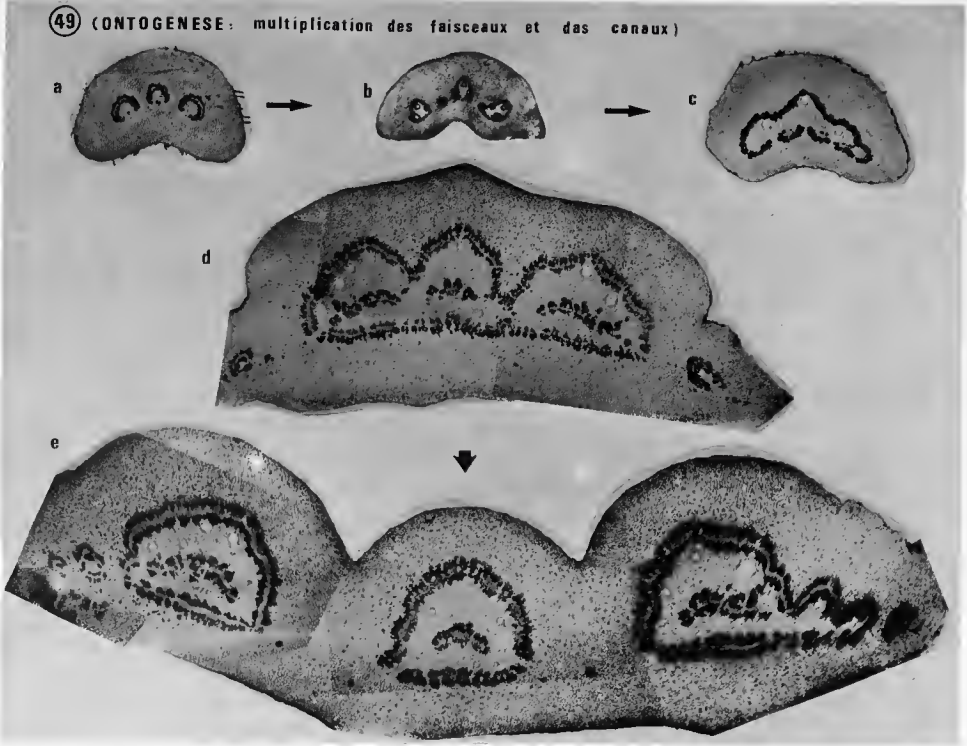
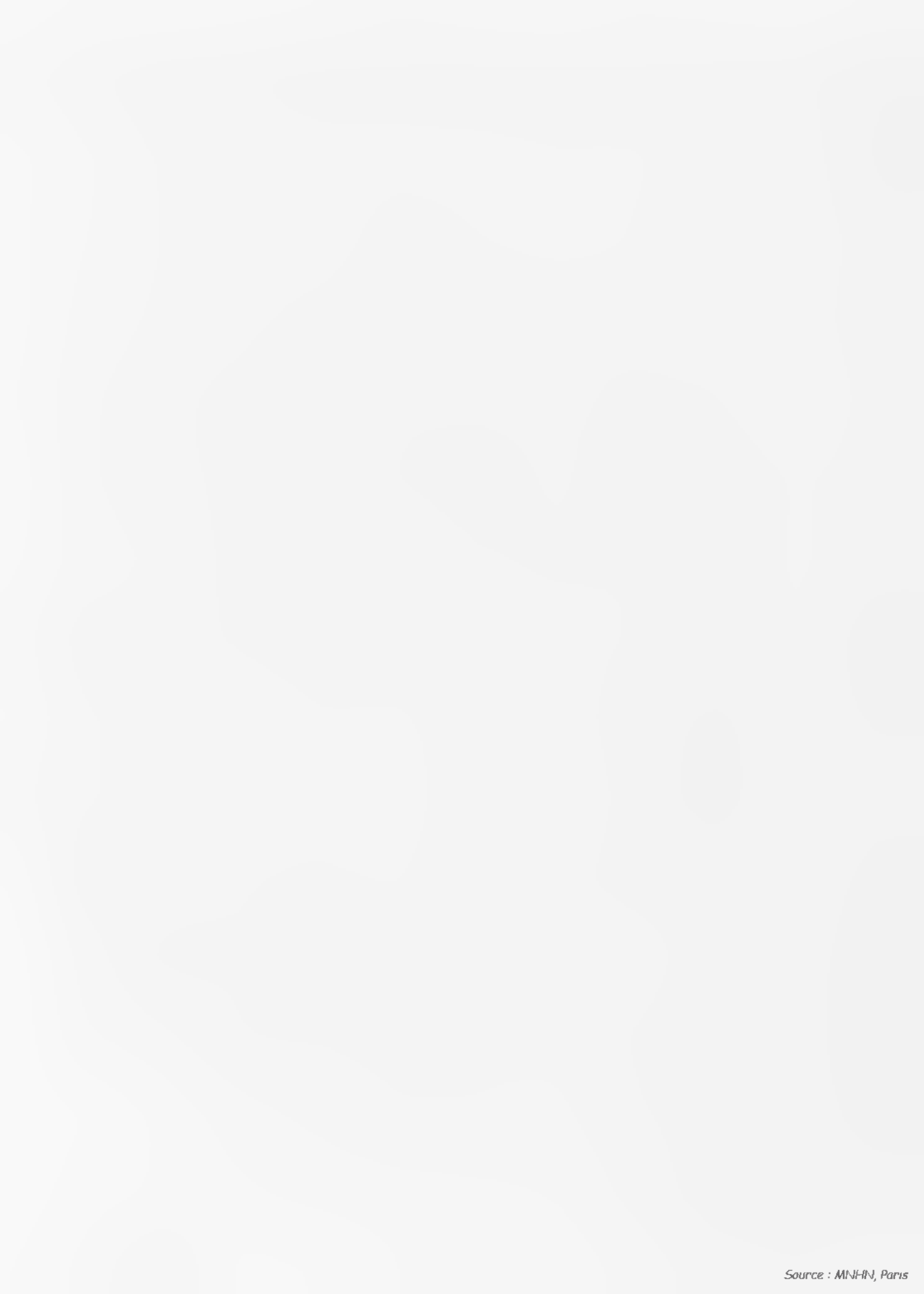
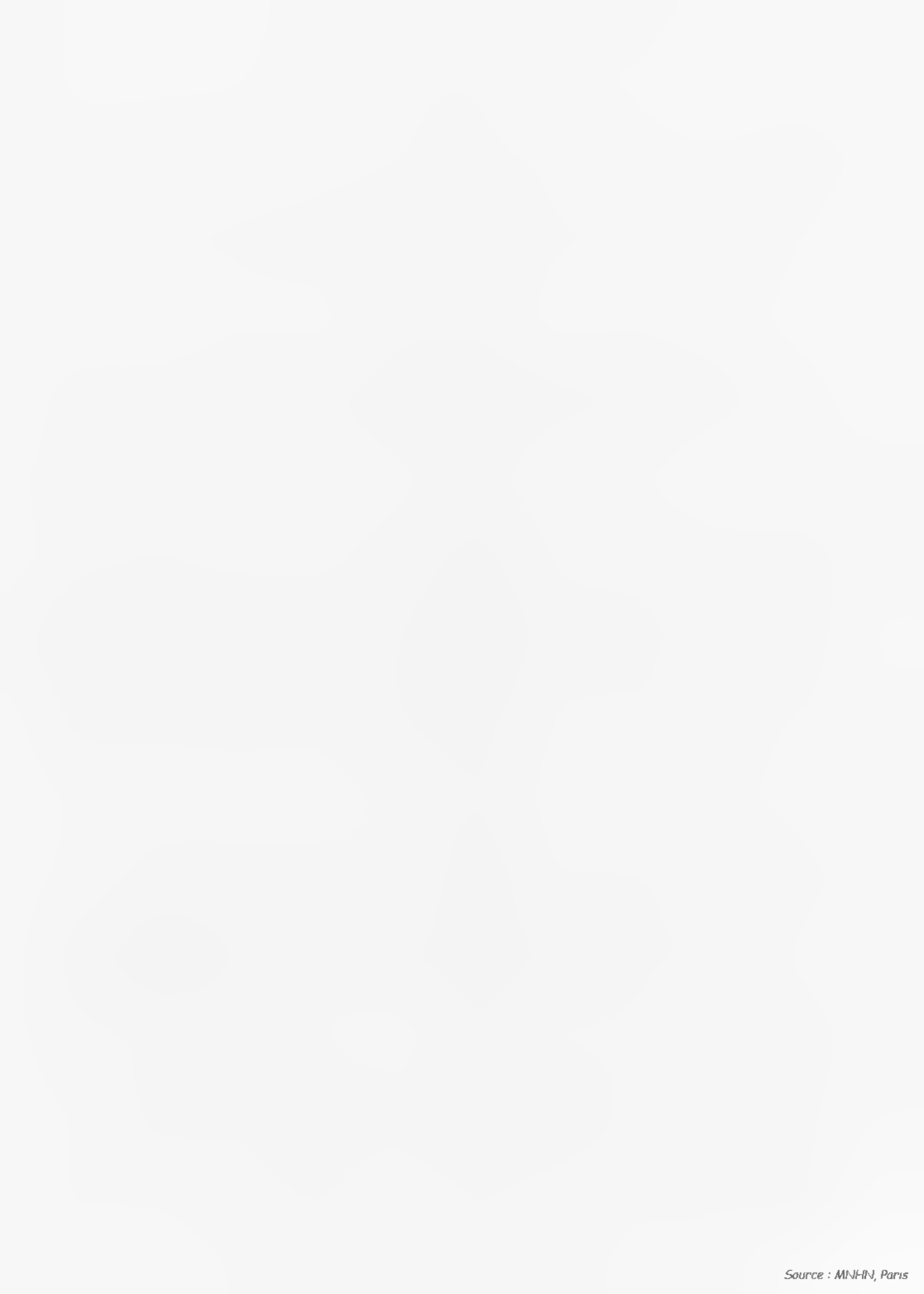


Fig. 49. — Ontogenèse de la vascularisation du pétiole cotylédonaire. Les 3 étapes a-b-c illustrées ici par 3 espèces différentes existent dans une même plantule à différents niveaux du pétiole ou à différentes époques de sa vie ; a : *Shorea curtisii* (× 30), base du pétiole ; b : *Stemonoporus affinis* Thwaites (× 20), base du pétiole ; c : *Stemonoporus reticulatus* (× 20), sommet du pétiole ; d-e : *Valeria copallifera* (× 20), base (d.) et sommet (e.) du pétiole.

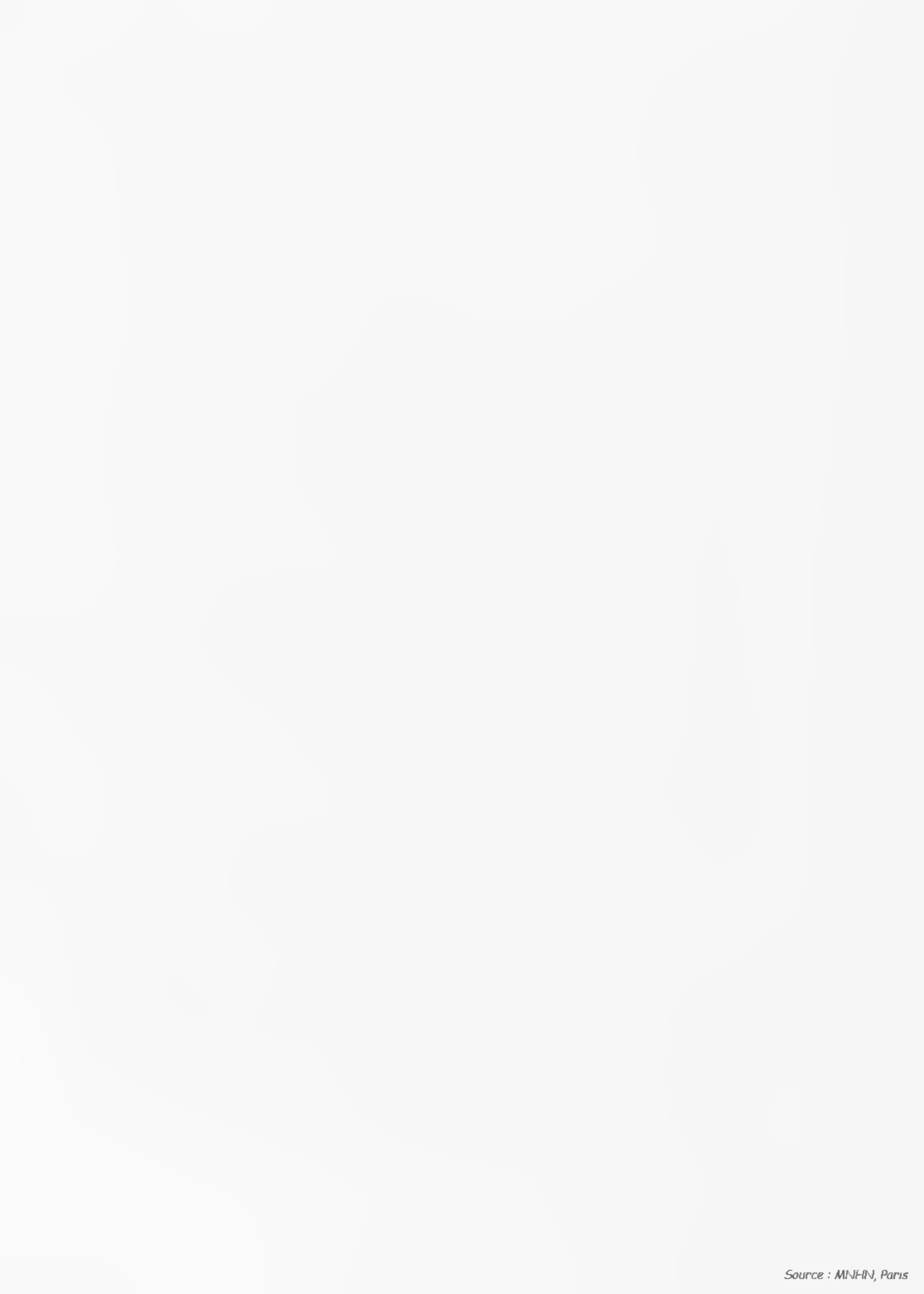
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PHYLOGENETIC SPECULATIONS ON DIPTEROCARPACEAE

P. S Ashton *.

Résumé — L'auteur présente une interprétation personnelle des affinités des Diptérocarpacées, de leur origine et de leur diversification ultérieure, basée sur la recherche taxonomique contemporaine.

Summary — A personal interpretation is presented of the affinities of the Dipterocarpaceae, their origin and subsequent diversification, based on contemporary taxonomic research.

An explanation.

The discovery of a plant of undoubted dipterocarp affinities in the savannas of Guyana (Maguire & al., 1977), and the existence of a distinct subfamily in Africa with one species in Madagascar where the most closely allied family, *Sarcolaenaceae*, is endemic, have combined with Brancroft's (1933) apparently reliable fossil evidence of *Dipterocarpus* wood from the tertiary of Mt. Elgon in casting doubt on Merrill's (1923) claim that the centre of dipterocarp origin is Sundaland ; this claim was based on the assumption that the present centre of genus and species diversity evolved in situ. f have already discussed dipterocarp intra and interfamilial affinities, and postulated evolutionary trends, elsewhere (Maquire and Ashton, l.c. ; Flora Malesiana in press). This article has nothing new to contribute hut serves to present a further aspect of the family to the symposium.

The ground rules.

It goes without saying that we have no certain knowledge of the pattern of past evolution within *Dipterocarpaceae* and their immediate allies ; these speculations for — this they must be as they are unlikely to be tested — are based on the following premises :

1. The characteristics which define a group must be regarded as primitive relative to that group, but derived relative to larger groups to which it belongs.

2. Generalised characters are frequently primitive ; but they may be secondary reversions and this can be suspected when they do not conform to the first premise.

3. Features which are presently functionless, and which can therefore only be interpreted as having evolved in response to a condition of the plant which no longer exists, must be regarded as primitive. This is a fundamental premise of the Durian Theory (Corner, 1949) which, as shall be seen, finds support from dipterocarp phylogeny.

Intrinsically primitive familial characteristics (table 1, columns 1-3).

1. — Radial symmetry in the fruit calyx. The name of the type genus reflects the asymmetry that characterises the fruit, a tendency universal among emergent genera in the relatively windless

* Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

regions of aquatorial Asia, but not found in the savanna genera of other continents where sepals are accrescent and equal. A reducting in the number of aliform fruit sepals is usually associated with a slight twisting of their blades, and functions to effect an oblique transit to the ground. The shuttlecock fruit of *Monotes* and *Marquesia* (but also *Dryobalanops* where the heavy seed prevents it from functioning effectively) are better adapted to dispersal by the trade winds that sweep the savanna at the end of the dry season. Aliform sepals have the disadvantage of increasing the likelihood of getting tangled when a dense canopy exists below the crown, and many understorey species in evergreen forests lack them. Short symmetrical sepals are universal in *Vateriopsis*, *Vateria* and *Stemonoporus*, the most frequent form in *Vatica*, and occur also in *Cotylelobium lewisianum* (Trim.) Ashton of Sri Lanka. The (unequal) aliform sepaled species of *Cotylelobium* and *Vatica* are almost without exception species of open canopied evergreen forests, especially of seasonal climates, heath forests, high ridges and river banks, whereas the equal-sepaled species of *Vatica* occur in the full range of habitats occupied by the genus. It seems probable that the equal-sepaled condition is primitive in these genera, in *Monotes* and *Marquesia*, apparently in *Pakaraimaea* in which only young fruit are known, and presumably in *Dryobalanops* and *Parashorea*. In *Dipterocarpus* and the other genera in 4 Brandis' Tribe *Shoreae*, by contrast, a few short-sepaled species, usually either riparian and with water dispersed fruit (e.g. *D. apterus* Foxw., *S. seminis* (de Vr.) Sloot.) or small trees of the main canopy or understorey of evergreen forest, occur in most sections and genera ; here it is the aliform sepaled species which occupy the full range of habitats. Here the wingless fruit is not correlated with other, independent characters as has been discussed in my previous paper, and is clearly derived. *Neobalanocarpus* stands out as a single striking exception.

2. — The pericarp is longitudinally 3-grooved or angled, marking a suture line where the wall is thinner and less fibrous, in *Pakaraimaea*, *Vateriopsis*, *Vateria*, *Stemonoporus*, *C. lewisianum*. Most wingless *Vatica* and *Upuna*, though lacking anatomically distinct lines the fruit of *Marqaesia*, *Dryobalanops*, *Neobalanocarpus* and most *Hopea* also split into three symmetrical valves at germination. Germination has not been observed in *Pakaraimaea* ; in *Marquesia* (Maury-Lechon, 1978) and *Stemonoporus reticulatus* Thw. (pers. obs.) the valve apices dehisce and recurve independently, but in other dipterocarps they are passively pushed apart by the expanding embryo. It may be inferred then that the fruit was primitively dehiscent, and that the indehiscent cryptocotylar condition of *Dipterocarpus*, *Shorea* sect. Doona, *S. robusta* Roxb. ex Gaertn. and *S. roxburghii* D. Don is derived. It is noteworthy that all Asian Dry Deciduous (fire climax) forest species studied have been found to be cryptocotylar, regardless of their affinities.

3. — It is interesting to recall therefore that a fibrous heavily vascularised arillike structure occurs in *Marquesia*, *Vateriopsis*, *Vateria*, *Stemonoporus*, *Upuna* and *Dryobalanops*, while *Pakaraimaea* has an unusually heavily vascularised placenta. The same names recur once again and, though this structure still awaits detailed study it provides evidence through the durian theory which adds further to a consistent trend.

4. Dipterocarp stamens are centrifugal ; it is therefore not surprising that most of the taxa possessing putative primitive characteristics also possess many stamens (Corner, 1946). Those with more than 15 stamens are *Pakaraimaea*, *Marquesia*, *Monotes*, and among *Dipterocarpoideae Vateriop-, sis*, *Vateria*, *Upuna*, *Dryobalanops*, some *Anisoptera*, most *Dipterocarpus*, *Shorea* sect. *Shoreae*, *Ovales*, most *Rubellae*, many *Anthoshoreae*, one each in sects. *Richetioides* and *Brachypterae*, and a very few *Hopea*. With the exception of *Upuna* and the three single species in *Shorea* sects. *Ovales*, *Richetioides* and *Brachypterae* these taxa all extend into, or prevail in, the seasonal tropics. It is likely that the character is of adaptive significance in pollination biology.

Two anther shapes occur in *Dipterocarpaceae*. One is elongate, frequently with bright yellow pollen and frequently with the cells extended into terminal awns (i.e. in *Vateria*, *Vateriopsis*, *Shorea* sect. *Pentacmes* and to a lesser extent sect. *Doonae* and *Neobalanocarpus*). Such elongate yellow anthers are also characteristic of *Stemonoporus*, *Cotylelobium*, *Dipterocarpus*, *Dryobalanops*, *Parashorea*, *Shorea* sect. *Rubellae*, and *S. polyandra* which is the single polystaminate member of sect. *Richetioides*. *Dipterocarpus* flowers are visited by *Apis* (T. Smitinand, pers. comm.), *Stemonoporus* (pers. obs.) and *Neobalanocarpus* (Chan H. T. pers. comm.) by *Trigona* bees. In all other taxa the

Source : MNHN, Paris

anthers are small, the cells globose or broadly ellipsoid and cream coloured ; thrips have been observed as pollinators of some *Hopea* (pers. obs.) and *Shorea* (Chan H. T.) among this group the largest and most elongate are in *Anisoptera*, *Hopea plagata* Vidal, *Shorea* sect. *Shoreae Anthoshoreae*, and *Ovales*, which thus may be regarded as an intermediate condition. Here again there is a broad correspondence of the elongate form with the apparently more primitive taxa, but it is probable that this character is polyphyletic in origin, and it is noteworthy that the American and African subfamilies have anthers of the second type.

Characters deduced to be primitive owing to their presence in related families.

I have earlier supported the view that *Dipterocarpaceae* belong with Malvales, within which they most resemble *Tiliaceae* ; also, that *Sarcolaenaceae* are nevertheless the family with which they have closest affinity, and they must be included in Malvales too. The distinctively Malvalian characteristics found in dipterocarps include the complex indumentum, floral vascular supply, the connectival appendages, seed coat (Corner, 1966) and geniculate petiole with complex vascular anatomy and dark staining cells and mucilage cells in the cortex. If this affinity is accepted certain distinctive familial traits must be regarded as derived :

1. The resin canals, which are often wrongly accepted as a family characteristic but are confined to the Asian subfamily.

2. The imbricate calyx, which is developed to varying degrees. It appears to have two independent significances : as a necessary corollary to the expansion of the fruit sepals into wings, and as protection to the gynoecium. Both tendencies are particularly well developed in the emergent genera (*Hopea* being an exception). The former is selected for late in development during fruit formation, the latter early. The sepals of tribe *Dipterocarpeae* are apparently always valvate at their point of insertion, the imbrication occurring through lateral expansion of the sepal lobe, whereas in tribe *Shoreae* the calyx cup is folded at its margin below the sepal bases and the overlapping rows of vascular bundles can be seen in transverse section. In the two emergent genera of tribe *Dipterocarpeae* that extend into the seasonal tropics, where they flower and set fruit during the dry season, the gynoecium is contained within an expanded calyx cup (*Dipterocarpus*) or imbedded within the receptacle (*Anisoptera*). Among *Shoreae* the sepals of *Parashorea* are all aliform, though unequal, and become valvate as they expand ; in *Dryobalanops* they also become valvate in fruit but the developing nut is here frequently sunken within a prominent calyx cup ; in the remaining three genera the inerassate, tuberculate and prominently persistently imbricata sepal bases almost completely conceal the developing nut except in *Shorea* sec. *Doonae* and many *Hopea*.

3. Viewed together, there is considerable consistency in the trend from primitive to derived taxa summarised in table 1. A further character sharing the same trend, whose sinificance is not understood, are the distinctive looped and anastamosing veins endings first recognised by Symington (1943) as a diagnostic generic character in *Cotylelobium* and *Anisoptera* ; they are found in other apparently primitive genera too, including *Pakaraimaea* and *Vateriopsis*, with varying constancy.

In my opinion the facts presented can only indicate an evolutionary trend within the family. More detailed interrelationships can be interpreted in varying ways, with one exception : It seems probable (fig. 1 of my first paper) that the type sections of *Shorea* and *Hopea* are closest to the stock from which *Neobalanocarpus*, all the *Hopeas*, *Shorea* sect. *Neohopeae* and possibly sect. *Pentacmes* have originated, while the red merantis have culminated in the distinctive sects. *Pachycarpae*, *Muticae*, and *Ovales* each derived separately through sect. *Brachypterae* from stock shared by sect. *Anthoshoreae*. The latter retains certain primitive traits and at the same time links them with sect. *Doonae* and, more distantly, the genera *Parashorea* and *Dryobalanops*.

These views broadly agree with those of Gottwald and Parameswaran (1966) who recognised that *Monotoideae* are a reservoir of primitive characteristics, while the genera that appear most primitive in *Dipteroearpoideae* are confined to tribe *Dipterocarpeae* and occur, or are endemic to, South India,

Source : MNHN, Paris

Table. 1. Putative advanced and primitive traits among *Dipterocarpaceae* and allied families

	Resin canal present	Folded calyx in flower	Imbricate sepal vascularisation in fruit	Radially symmetrical fruit sepals	Sutured pericarp	Fibrous arillode	Stamens >20	'Tilioid' exine structure	Looped intramarginal nerve
Tiliaceae[1]	-	-	-	+	+-	+-	+	+	+-
Sarcolaenaceae[2]	-	-	-	+-[3]	+-	-	+	+	+-
Dipterocarpaceae :									
Pakaraimaea	-	-	-	+	+	+	+	-	+
Marquesia	-	-	-	+	+	+	+	(+)	+-
Monotes	-	-	-	+	-	-	+	(+)	+-
Vateriopsis	+	-	-	+	+	+	+	?	+
Vateria	+	-	-	+	+	+	+	?	-
Stemonoporus	+	-	-	+	+	+	-	(+)	+-
Cotylelobium	+	-	-	+-	+-	-	-	?	+
Vatica	+	-	-	+-	+-	-	-	+	(+)-
Upuna	+	-	-	-	+	+	+	?	-
Anisoptera	+	-	-	-	-	-	+-	-	+
Dipterocarpus	+	-	-	-(+)	-	-	+-	+	(+)-
Dryobalanops	+	+	+	+	±	+	+	+	-
Parashorea	+	+	±	+-	-	-	-	-	-
Hopea	+	+	+	-(+)	-	-	(+)-	-	(+)-
Neobalanocarpus	+	+	+	(+)	-	-	-	-	-
Shorea	+	+	+	-(+)	-	-	+-	-	-

increasingly primitive

increasingly advanced

[1] (4-) 5 celled multiovular ovary
[2] 3 celled multiovular ovary
[3] If the involucrel bracts are accepted as modified sepals.

Source : MNHN, Paris

Sri Lanka, or the Seychelles where the remarkable *Vateriopsis seychellarum* (Dyer) Heim, with its huge wingless fruit, must certainly have existed since continental times. *Pakaraimaea* completes the picture for, with its probably dehiscent 4-5-celled ovary each cell of which contains up to 4 ovules, and its generalised pollen grain which even lacks tilioid features, it combines the most generalised array of characters in the family.

REFERENCES

Corner E. J. H., 1946. — Centrifugal stamens. *J. Arn. Arb.*, 27, 423.

Corner E. J. H., 1949. — The durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. Bot.*, 13, 367.

Corner E. J. H., 1976. — The seeds of the Angiosperms. 2 vols. Cambridge.

Gottwald H. and Parameswaran N., 1966. — Das sekundäre Xylem der Familie Dipterocarpaceae. *Bot. Jhrb.*, 85, 410.

Maguire B., Ashton P. S., Zeeuw. C. de, Gainnasi D. E. & Niklas K. J., 1977. — Pakaraimoideae, Dipterocarpaceae of the Western Hemisphere. *Taxon*, 26, 4, 341.

Merrill E. D., 1923. — Distribution of the Dipterocarpaceae. *Philip. J. Sc.*, 23, 1.

Maury G., Muller J. & Lugardon B., 1975. — Notes on the morphology and fine structura of some pollen types in Dipterocarpaceae. *Rev. Palaeobot. & Palynol.*, 19, 241.

Maury-Lechon G., 1978 sous presse. — Diptérocarpacées : du fruit à la plantule. Thèse Doc. État Sc. Nat. Toulouse, vol. IA : 1-234, vol. IB : 235-432, vol. II (figures-diagrammes, tableaux) : 1-344.

Note de l'éditeur G. Maury-Lechon

Il est gênant de n'avoir pas les références se rapportant aux travaux originaux sur les caractères utilisés dans cet article car, s'ils sont tirés des ouvrages de Maury et col. (1) et de Maury (2), l'interprétation qui en est donnée *ici diffère* fortement de celle des auteurs d'origine, et certains des caractères cités n'ont jamais été observés par ces auteurs-là.

1. 1975, Rev. Palaeobot. et Palynol., 19, 241, pour les pollens.
2. Thèse de doctorat d'état Diptérocarpacées : du fruit à la plantule, remise en lecture à P.S. Ashton en 1975, 76 et 77.

Source : MNHN, Paris

REMARQUE SUR LES FOSSILES EURAFRICAINS DE DIPTEROCARPACEAE *

Jean-Claude KOENIGUER **.

Les travaux de synthèse consacrés aux bois et aux empreintes fossiles des Diptérocarpacées (Éd. Bourcau et M. L. Tardieu-Blot, 1955, Éd. Boureau, 1957, R. N. Lakhanpal, 1974) ont montré que bien des fossiles eurafricains sont d'une identification discutable ; les seuls qui paraissent être des Diptérocarpacées seraient : quelques empreintes de fleurs dans l'Éocène supérieur et le Néogène de l'Allemagne et de l'Europe centrale, et les bois du Néogène de l'Afrique orientale (Mont Elgon au Kenya, H. Bancroft, 1943 ; Scec Guré en Somalie, A. Chiarugi, 1933 ; Debré-Libanos dans le Shoa en Éthiopie du Nord, J. Beauchamp et al., 1973).

Si les Diptérocarpacées actuelles sont des végétaux de milieux plutôt humides, on peut se demander s'il en a toujours été ainsi. Les nombreux bois fossiles de Diptérocarpacées (connus dès le Tertiaire moyen) sont souvent silicifiés, or il semblerait que certaines silicifications de bois, certes souvent bien postérieures à l'époque où vivaient ces arbres, correspondent à des types climatiques où alternaient des saisons, ou des périodes, humides et sèches. Ces végétaux vivaient donc sans doute sous des climats relativement humides, mais, au moins pour un certain nombre d'entre eux, peut-être aussi sous des climats qui devaient périodiquement évoluer vers des régimes sub-tropicaux à saisons sèches marquées. En Afrique orientale (Éthiopie) par exemple, depuis 4 millions d'années, les régimes climatiques ont été dans leur ensemble relativement peu humides ; or, il semblerait que certaines périodes du Néogène de cette région, riches en bois fossiles, aient présenté des caractères climatiques analogues.

---

* Communication non présentée.

** Adresse : cf. Liste des participants.

Source : MNHN, Paris

FOSSIL DIPTEROCARPACEAE *

N. Awasthi **.

Considering its size and present distribution, the family Dipterocarpaceae perhaps occupies the first place among all the tropical angiosperms known to have existed in the geological past. The paper gives a critical review of the fossil dipterocarps described so far from East Africa, India, Burma and South-East Asia. Excepting a few leaf-impressions and other doubtful remains, the fossil Dipterocarpaceae is chiefly consisted of a large number of petrified woods. About 85 species have been recognised, including some being reported in the present paper for the first time, belonging to 6 fossil genera, viz., *Anisopteroxylon*, *Dipterocarpoxylon*, *Dryobalanoxylon*. *Hopenium*, *Shoreoxylon* and *Vaticoxylon*. The affinities of most of these woods, especially those of India, have been discussed with the modern ones.

Because of the occurrence of nearly two-thirds of the modern dipterocarp species as well as abundance of their fossils in the Western Malayasian region, it is believed that the Dipterocarpaceae originated in this region during early Tertiary times. From Western Malayasia it spread eastwards to Philippines and New Guinea and Northwards to India through Burma. Before extending into Africa the family rapidly spread all over India and attained maximum distribution during Miocene-Pliocene times. This view is supported by the occurrence of more fossil dipterocarps in the fndian Neogene beds.

---

* Résumé de communication non présentée (auteur absent).

** Birbal Sahni Institute of Paleobotany, Lucknow 226007, UP India.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DISCUSSIONS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RELATIONSHIPS OF THE FAMILY DIPTEROCARPACEAE

H. Parameswaran.

In a discussion of the relationships of the family *Dipterocarpaceae* several families have been said to possess affinities to this singular family : *Actinidiaceae*, *Ancistrocladaceae*, *Bixaceae*, *Caryocaraceae*, *Cistaceae*, *Cochlospermaceae*, *Dilleniaceae*, *Flacourtiaceae*, *Guttiferae*, *Hypericaceae*, *Marcgraviaceae*, *Ochnaceae*, *Quiinaceae*, *Sarcolaenaceae*, *Saurauiaceae*, *Sphaerosepalaceae*, *Strasburgeriaceae*, *Theaceae*.

The subfamily *Dipterocarpoideae* shows very little affinities to these families from the point of view of anatomy. A partial parallelism is present in the *Guttiferae* and *Caryocaraceae* on the basis of tyloses, vestured pits and fibre tracheids. The presence of resin canals in *Guttiferae*, mentioned as a criterion of relationship, is of little value, since they are mostly horizontal and not vertical ; such resin canals are in addition present equally in *Anacardiaceae*, *Apocynaceae* and *Euphorbiaceae*. Phytochemical studies would also seem not to support such a relationship to *Guttiferae*.

Vestal (1937) considered on the basis of morphological characters as well as on the secondary xylem that the *Ochnaceae* are allied to the *Dipterocarpaceae*. The parenchyma and vestured pits mentioned by Vestal are not sufficient to warrant a close relationship, inasmuch as the parenchyma distribution is a very inconsistent feature and the vestured pits alone would not be useful for this purpose.

An alliance to *Medusandraceae* on the basis of vertical resin canals and petiole anatomy is indicated but of little value when features of vessels and rays are taken into consideration. Palynological, embryological and caryological studies on the different members of *Dipterocarpoideae* are rather insufficient to use them for a wide comparison with other families.

The subfamily *Monotoideae* possess in their ray type, vessel members and fibre pits as well as in the SiO_2-particles a distinct relationship to the African members of *Guttiferales*, *Ochnales* and *Parietales* as well as to the *Ancistrocladaceae* now placed in the *Violales*. Although the *Tilioceae* relationship of this subfamily has been discussed very often (Bancroft, Gilg) from the point of view of anatomy there is little to support such an affinity.

The new subfamily *Pakaraimaeae* from South America is said to possess affinities to *Tiliaceae* and *Sarcolaenaceae*. Further studies must be forthcoming to clarify their relationship to the two other subfamilies of *Dipterocarpaceae* as well as to the other families.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY OF FOSSIL DIPTEROCARPACEAE

J Muller

In the absence of Dr. Awasthi and Professor Boureau, the chairman attempts to summarize the fossil evidence on the evolutionary development of Dipterocarpaceae. This consists of wood, leaves, fruits and pollen, fossil wood being the most important as shown by the magnificent monograph of Schweitzer. Here two cases are of critical importance. The first is the fossil wood described by Stopes as Woburnia porosa, allegedly from the Aptian of England and referred by her to Dipterocarpaceae. This record is not accepted any more, since the origin of the sample is uncertain.

The second is the East African record by Bancroft and this is in need of critical reassesment in order to determine the affinity within the family. The leaf record is already far less abundant. Of special interest here is a record by Wolfe from the Eocene of Alaska but this again should be critically evaluated, since the presence of Dipterocarpaceae at such a high latitude is difficult to accept.

Fossil fruit and pollen records are scarce. In Borneo pollen of the Dipterocarpus type is found from the oligocene onwards.

As regards origin of the family two rival theories exist. The first is by Lakhanpal who proposed that its origin was in SE. Asia, the second, by Aubréville and Ashton who think a Gondwana land origin and a secondary centre of speciation in SE. Asia more likely. The discovery of Pakaraimaea in the Gondwana territory of South America testifies to the great age of the family and appears to support the second hypothesis.

Dr. Parameswaran further commented on the fossil wood record.

The place of Dipterocarpaceae in the Angiosperm system was discussed next.

Dr. Sastre eloquently advanced the thesis of ochnaceous affinities, the genus Lophira bridging the gap between the two families.

Dr. Hallé remarked that, although there are similarities, the architecture is different.

Dr. Maury pointed out that the wings of the fruits of Lophira are different from Dipterocarpaceae.

Dr. Ashton mentioned that there are large differences in leaf structure also.

Inflorescence structure was further discussed by Drs. Hallé, Ashton and Leroy.

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGICAL PROBLEMS AND ECOLOGICAL ASPECTS

K. Jong.

This session provided an opportunity for participants to identify certain areas of dipterocarp biology that deserve future attention and also to inform the meeting of ecological or ecologically related projects already accomplished or in active progress.

Some of the suggestions for future research and collaboration will be included in the final discussion to be reported by Dr. P. S. Ashton and will therefore not be repeated here.

As it was not possible, while chairing the discussion, to take complete notes of all the views expressed, sincere apologies are offered for any omissions that may be present in this report.

Morphological problems in dipterocarps.

Future projects to include :

1) The developmental morphology of hooprings, which are especially conspicuous in *Vatica* and *Shorea* (sect. Pachycarpae). (Dr. Kostermans) ;
2) The distribution, nature and biological significance of domatia in the Dipterocarpaceae. (Dr. Jacobs) ;
3) The morphogenesis of dipterocarp galls and their variation between as well as within taxa. Attention was also drawn to Mme Ming Anthony's work on this subject.
4) The study of floral morphogenesis in different genera. (Dr. Hallé).

Some Ecological Aspects.

1) Mast flowering. To ascertain more precisely the factors that trigger mass flowering in dipterocarps.

Dr. Whitmore drew attention to the observations of Burgess & Medway in Malaya which implicated a prolonged dry spell as a stimulus to mass flowering.

It is necessary to examine more closely what aspect of the dry period is involved in induction, hence more information is required of micro-climatic conditions of the forest in which the plants grow. The importance of setting up a meteorological station within the forest has been stressed by several participants.

Dr. Jong stressed the need in phenological studies to distinguish between floral initiation and flower opening, for the triggering stimuli may be of a different nature or intensity in the two processes.

Janzen's hypothesis that gregarious fruiting may be an indirect consequence of the poor nutrient status of the soil and the presence of toxic secondary compounds in the vegetation in areas of low productivity is worth testing. (Dr. Jacobs).

2) Dr. Smitinand made a plea for the continuation of work on pollination biology initiated by the University of Aberdeen/University of Malaya team in S.E. Asia.

Source : MNHN, Paris

3) Dr. Ashton summarised briefly ecological work he and his colleagues are currently undertaking :

a) The study of species distribution in relation to habitat.
b) The study of patterns of variation in forest structure using quantitative methods.
c) The extraction of useful information from raw ecological data which has accumulated from his work in Brunei and elsewhere in S.E. Asia, including Sarawak, Malaysia and Sri Lanka. (Interested colleagues are also welcome to make use of this data).

Examples of information that can be extracted include :

i) an analysis of relationship between groups of soil factors and the ecological distribution of dipterocarps :

ii) rate of growth and mortality of individual species of dipterocarp.

d) Collaborative projects : dipterocarps are included in several of the 6 research proposals under a 5-year joint University of Aberdeen/University of Malaya research programme.

This programme initiated in 1973, set out to investigate evolutionary processes in rain forest trees through a study of the population structure, pollination biology (including biology of the vectors) cytology and embryology of selected species. Field observations and experiments were centred mainly at the Pasoh Forest Reserve, Negri Sembilan, near Kuala Lumpur. Brief reference was made to :

1) Mr. Chan Hung Tuck's work on reproductive biology including studies on incompatibility relationships between ; certain species of *Shorea*

2) to Ms. Awtar Kaur's cyto-embryological studies (see Jong & Kaur this Symposium) ;

3) to Dr. Gan Yik Yuen's (now lecturer at the Universiti Pertanian, Malaysia) investigation on population genetics and chemotaxonomy with special reference to *Shorea leprosula* and related species, and *S. ovalis* :

4) to Mr. Appanah's studies of pollinating agents, including thrips and *Trigona*.

e) Dr. Ashton stressed the urgent need to establish criteria for deciding the minimum area for the long term *in situ* conservation of representative samples of lowland rain forest and emphasised the significance of scientific studies in providing some of the guidelines.

f) For the future we need to learn how to :

propagate dipterocarps vegetatively and to develop methods for collecting live material from the forest and transporting them back in a condition suitable for establishment in cultivation ;

induce them to flower artificially.

Dr. Meijer emphasised the interrelationship between science, technology and conservation.

Other Suggestions include : autecological studies of taxonomically interesting and economically important species ; a continuation of cyto-embryological surveys, with special attention to taxonomically problematical taxa ; compilation of a list of desired species for critical study.

Source : MNHN, Paris

FINAL DISCUSSION

P. S. Ashton.

To prepare for the future, the participants rounded the discussions off by attempting to identify those dipterocarp taxa, and those aspects of dipterocarp biology, which merit priority for future research. Attention was then given to the development of practical means whereby collaboration might be put to mutual advantage. Brief instructions on methods of collecting material in the field were presented by the various specialists. The desirability and date of a second meeting were discussed, and the meeting concluded with a statement of intent which received the acclaim of participants.

Critical taxa.

Pakaraimaea : No knowledge at present of fruit, embryology, breeding system, bark or architecture.

Monotoideae : Cytology, bark and architecture in particular require study.

Dipterocarpoideae : There was general support for Dr. Meijer's plan for further detailed studies in *Dipterocarpus* which, it is understood, he is furthering in collaboration with Indonesian colleagues.

Dr. Smitinand made a plea for a more intensive study of *Parashorea*, M^me^ Maury of *Vatica*.. Dr. Kostermans underlined the importance of further studies of the threatened hut particularly interesting endemic dipterocarp flora of Sri Lanka.

Dr. Ashton stressed that new information can only be of value in elucidating generic and infrageneric classification when a majority of species can be investigated, and most particularly those already known from other evidence to be of special taxonomic interest ; he compiled a list of the latter for the large genera *Hopea* and *Shorea* :

Shorea	acuminata	*S.*	flammichii
	albida		flaviflora
	assamica		geniculata
	balangeran		hemsleyana
	bentongensis		henryana
	bullata		hypochra
	collina		inaequilateris
	contorta		isoptera
	coriacea		lamellata
	dealbata		macrantha
	elliptica		monticola
	farinosa		montigena

S.	myrionerva		
	negrosensis		
	pachyphylla		
	polyandra		
	pubistyla		
	quadrinervis		
	robusta		
	rubella		
	selanica		
	singkawan		
	stipularis		
	symingtonii		
	venulosa		

Hopea	aequalis	*H.*	longirostra
	billitonensis		nervosa
	centipeda		novoguineensis

H.	scabra		
	subalata		
	sublanceolata		

Source : MNHN, Paris

cernua	nutans	treubii
coriacea	ondiformis	ultima
fluvialis	pachycarpa	wayttsmithii
glaucescens	papuana	
kerangasensis	plagata	

Dr. Meijer emphasised the need for collection and comparative study of related families.

Critical aspects among Dipterocarpoideae.

Dr. Hallé emphasised that the study of dipterocarp architecture is in its infancy, and that it is not fully understood in any single species. Saplings, and trees at first flowering, require particular study.

Dr. Jong requested collection of cytological material from all those species not yet studied, and emphasised the inadequate number of samples and provenances from those that have. He pointed out that there is a relative dearth of cytological information from tribe Dipterocarpaee in general ; in tribe Shoreae *Shorea* sect. Pentacmes is of particular interest.

Besides *Vatica*, Mme. Maury requested live seed in particular from *Upuna* and *Shorea* sect. Anthoshoreae, for embryological study.

Dr. Whitmore advised that barks of *Shorea ovalis* and *S. smithiana* appeared to be distinctive, but both required further study. The hark of *Shorea* sects. fsopterae and Rubellae have yet to be examined (*S. albida* excepted).

There appears to be promise of further taxonomic information from scanning electron microscopy, especially in the study of pollen. On the other hand gross pollen morphology and resin chemistry do not at present appear to merit further detailed study.

Future collaboration : Collection of material.

The most immediate source of benefit will arise through acceptante of an obligation, by all collectors in the field, to fulfil the needs of all collaborators within the constraints imposed by their own working conditions and schedules. To facilitate this the following methods of collection are advocated :

1. — Herbarium vouchers. Whatever the nature of the material collected, it must always be accompanied by as complete a herbarium voucher specimen as the tree allows at the time ; at least one duplicate should be deposited in a major herbarium. The leafy twig, with flowers or fruit when available, should be as large as can be confined to a herbarium sheet ; a collecting number should be given, which should be common to both voucher and other material collected. The height, girth and degree of maturity (when assessable) should be noted, as should the locality and a full description of the habitat. The position from which the material being collected for research has been taken from the tree should also be precisely recorded. Where seed or seedlings are being collected, an attempt should be made to identify the parent, which should be collected *as well* (*not* as an alternative) ; in the absence of a tree climber leaves may be shot down, or collected from the forest floor ; the latter is unreliable unless the collector is experienced.

2. — Live material. Dipterocarps are notoriously difficult to transport alive. Studies of live plants are best done in the tropics, but if seeds are to be collected for growing outside their country of origin, it is strongly recommended that they be germinated *in situ* before packing. The roots should be disturbed as little as possible. Seeds or seedlings should be packed in *slightly* moist sphagnum or cotton wool (waterlogging is fatal) among which charcoal should be added. They should

Source : MNHN, Paris

then be placed in sealed plastic bags within expanded polystyrene boxes. These should ideally be labelled (as for cut orchid flowers), with instructions that they should be kept in the pressurised cabin of the aircraft though this is not essential if the box is well insulated.

Speed is essential. Phytosanitary certificates should be obtained, and prepared as far as possible before the material is collected ; the parcel should be transmitted soon after collection by air freight, or as hand luggage when the opportunity exists. If by the former, the flight number and date of arrival at a customs point should be discovered, and this information, with the wayhill number, should be telegrammed to the recipient who should then begin enquiries immediately.

The seeds or seedlings should be planted in plastic pots in a mixture of equal parts horticultural peat, sand and seedling compost. Plants may grow large if the pots are placed in a bed of moist peat into which the roots can penetrate ; for mitosis studies roots develop particularly well in a peaty soil.

It is vital to simulate the humidity as well as temperature, and as far as possible light regime of the rain forest floor in a canopy gap, in the greenhouse.

3. — Embryological material. Live germinable seeds are desired.

4. — Cytological material. Live germinable seeds are desired, but also fixed material of flowers and roots. For recommended methods contact K. Jong and A. Kaur.

5. — Bark. (See Whitmore, T. C. New Phytol. 61, 1962 : 207). It is essential to :

— measure the girth of the tree (see 1 above) ;

— describe the degree of exposure of the butt ;

— make a precise and detailed description of the overall features of the bark surface and slash ;

— take two photographs, one at a distance and one close up, to show the surface manifestation ;

— the samples must be taken *between* or above the buttresses ;

— for the study of bark morphology and gross anatomy samples should be c. 20 × 20 cm ; for microscopic anatomy they should be at least 4 × 4 cm surface dimensions and preferably collected from a mature tree (Parameswaran).

6. — Architecture. (See Hallé F. and Oldemans R. A. A. An essay on the architecture and dynamics of growth of Tropical Trees. tr. B. C. Stone. Univ. Malaya Press, 1975).
Search out saplings and trees at first flowering (see above) :

— make freehand drawings ;

— photographs ;

— note phyllotaxis, mode of branching (paying particular attention to the mode of extension of apical and lateral shoots), and position of inflorescences.

7. — Pollen. Generous quantities of mature air-dry flower buds are desired.

8. — Chemistry. No specific instructions can be given. The method will vary with the chemistry to be studied, and advice must be sought from the specialist.

Other means for enhancing future collaboration should include :

1. — A resolve to maintain free exchange of current information, especially with resident scientists in the tropics.

2. — The formation of a working group, with a coordinator, along the lines of that already existing for Leguminosae ; this would be responsible for :

Source : MNHN, Paris

— compilation of a list of all workers, with addresses, active or interested in all aspects of dipterocarp research ;

— compilation and circulation of a periodic newssheet ;

— receipt and distribution of reprints of all publications ;

— distribution of views regarding planned expeditions ; receipt of specific requests from specialists for transmission to expedition leaders before departure.

Drs. JACOBS and MULLER agreed to act as coordinators on an interim basis.

SPONSORSHIP OF COLLABORATION.

After a general discussion of the problems of sponsoring a new initiative in dipterocarp training and research in the Far East, Dr. CHEW WEE-LEK, representing the International Union for the Conservation of Nature, made the following points :

I.U.C.N.'s principal concern is with the conservation of endangered species and ecosystems ; with this in mind, I.U.C.N.'s contribution to a project would probably have to be considered as primarily catalytic, and therefore concentrated on the initial 1-2 years ; it would wish, in particular, to encourage ;

— identification of regions of high endemism or other special interest ;

— the collection of seed from a range of habitats and regions of selected species fox *ex situ* conservation in orchards.

It is expected that the United Nations Environment Programme will finance consultancies for dipterocarp researchers resident in the Far East (plus a small number from elsewhere) for the production of an integrated plan for future action. Dr. ASHTON has been asked to be coordinator.

FUTURE MEETINGS.

There was general agreement that the round table should be regarded as the first of a series if real progress is to be achieved. Dr. MEIJER suggested that ecology and scientific aspects of conservation of dipterocarps might form the theme of the next meeting ; further suggestions would be welcomed by the coordinatiors.

A time and venue for the next meeting is yet to be decided, but a likely one might be before or after the 5th fnternational Symposium on Tropical Ecology, which is at Kuala Lumpur hetween 12-17 March 1979. The Symposium theme will be Ecology and Development.

A STATEMENT OF INTENT.

We, the participants of the First Round Table Conference on Dipterocarpaceae, held at Paris on 14-18 June 1977, through our fellow-hotanists in Sri Lanka, fndia, Thailand, Malaya, Sarawak, Sabah, Brunei, fndonesia and the Philippines, request the governments of these countries to respect the marvellous diversity and the great economic potential of the family of lowland tropical rain forest trees called Dipterocarpaceae. On the light of our 3 days scientific deliberations we consider this family of vital significance for the long-term future of forestry in the countries mentioned. Alarmed hy the great threat to this plant family by logging, we urge the governments of these countries to heed the pleas of conservationists to protect the forests in which Dipterocarpaceae dominate, so that no species of this family shall be extinct. We also ask to promote scientific research on the lowland tropical rain forests in general, and the Dipterocarpaceae in particular, so that more knowledge about these trees shall become available for a variety of purposes.

BIB. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 012 6 73

ce . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.